

# E VOLUCIÓN DE LOS "NOTOHIPPIDAE" (MAMMALIA, NOTOUNGULATA, TOXODONTIA): SISTEMÁTICA, FILOGENIA Y PALEOBIOLOGÍA

Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas

Gastón Martínez  
2018



Univ. Nac. de Córdoba - Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales

**TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**EVOLUCIÓN DE LOS “NOTOHIPPIDAE” (MAMMALIA,  
NOTOUNGULATA, TOXODONTIA): SISTEMÁTICA,  
FILOGENIA Y PALEOBIOLOGÍA**

por

**Biól. Gastón Martínez**

**Directora: María Teresa Dozo**

**Co-Director: Javier N. Gelfo**

**Instituto Patagónico de Geología y Paleontología  
CCT CONICET-CENPAT**



**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

**Córdoba, Argentina  
2018**

## **COMISIÓN ASESORA**

Dra. María Teresa Dozo,	Instituto Patagónico de Geología y Paleontología CCT CONICET-CENPAT, Puerto Madryn, Chubut.
Dr. Diego Brandoni,	Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, CICYTTP- CONICET, Diamante, Entre Ríos.
Dr. Adan Alejo Tauber,	Museo de Paleontología, FCEFYN-UNC, Córdoba Capital, Córdoba.

## **DEFENSA ORAL Y PÚBLICA**

Lugar y Fecha:

Calificación:

### **TRIBUNAL**

Firma: ..... Aclaración: .....

Firma: ..... Aclaración: .....

Firma: ..... Aclaración: .....

*“Combativos cuando numerosos, provocadores cuando lejanos, temerarios cuando anónimos, y proféticos cuando ya es demasiado tarde...”*

(Fragmento de la presentación del ciclo 2015 del programa radial “La venganza será terrible”, del músico y escritor Alejandro Dolina)

Un poco así son los conceptos de esta tesis.

## Agradecimientos

Se agradece profundamente a las siguientes personas e instituciones por haber contribuido a la concreción del proyecto cuyo resultado se presenta en este documento.

En primer lugar, un profundo agradecimiento a María Teresa Dozo, Javier N. Gelfo y Rolando González-José por haber aceptado dirigirme. A la Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba por haberme formado libre y gratuitamente, y al Doctorado en Ciencias Biológicas de la Facultad, en especial a Julio Linares, Lourdes Boero, Ivana Palacio y Laura Guzmán por su asistencia en todos los aspectos administrativos, siempre con agilidad y gran predisposición.

Al hoy maltratado Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, cuya beca otorgada en el año 2011 me ha permitido dedicarme exclusivamente a este proyecto durante un lapso de cinco años, y a mi familia, quienes me han permitido terminarlo. Al hoy CCT CONICET CENPAT (a cada área y a las personas que las hacen funcionar), y a quienes fueron sus directores previo a (y durante) su constitución como CCT, Dres. Mirtha Lewis y Rolando González-José, por avalar mi proposición de la institución como lugar para llevar a cabo mis actividades.

Se agradece también a los miembros de la Comisión Asesora del Doctorado, Dres. Diego Brandoni y Adan Tauber, por haber aceptado formar parte de ella, y al Dr. Daniel García-López por haberse sumado al momento de la constitución del Tribunal Evaluador. Tanto los aportes de la Comisión Asesora en instancias iniciales, como los del Tribunal Evaluador en instancias finales, contribuyeron enormemente al desarrollo del proyecto y presentación de los resultados.

Además se desea agradecer a muchas otras personas que han contribuido en diferentes momentos y de distintas maneras a lo largo de estos años. A Santiago Druetta por la hermosa ilustración de tapa y por su generosidad para ofrecermelo su tiempo y paciencia. A Mariano Bond, por facilitarme el espécimen MLP 67-II-27-27, a Guillermo López por su ayuda en el rastreo de algunos especímenes en la Colección del Museo de La Plata, a Martín Ciancio por su compañía y gran ayuda durante la campaña en Cabeza Blanca y Barrancas Blancas, y a Daniel García-López por el envío de fotografías del holotipo de *Pampahippus arenalesi*.

Se agradece también a Ana Balcarcel por el envío de fotografías y su gran ayuda durante mi breve pero fructífera visita al American Museum of Natural History (AMNH). A María Ríos, Nancy Simmons, Eileen Westwig y Jin Meng, todos ellos involucrados de diferentes maneras en la gestión y concreción de mi visita a las colecciones del museo. A Judy Galking, encargada de la colección de paleovertebrados, por su inconmensurable ayuda y predisposición para facilitar mi trabajo allí. Al queridísimo Bruce Shockey, por su amabilidad, simpleza y generosidad, por enviarme fotografías, responder consultas y su hospitalidad mientras estuve en el AMNH. Por supuesto, al AMNH como institución por haber financiado mi visita y a Ross MacPhee por haber avalado mi presentación. También agradezco a Kate Wellspring por su ayuda en el envío de fotografías de algunos especímenes de la Colección de Paleontología de Vertebrados del Beneski Museum of Natural History (Amherst College).

En el mismo sentido, se agradece como institución al Field Museum of Natural History (FMNH) por haberme otorgado los fondos sin los cuales no podría haber visitado sus valiosas colecciones. A Lori Breslauer, Mark Alvey, William Simpson, Kenneth Angielczyk, Bruce Patterson, Bill Stanley y María Encarnación “Pati” Pérez por su invaluable ayuda durante mi maravillosa estadía en el FMNH, cuya visita ha sido una experiencia inolvidable y ha enriquecido enormemente el contenido de esta tesis.

A Ricardo Torres, por el acceso a la colección del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales de la UNC, a Itatí Olivares, siempre dispuesta a colaborar conmigo en mi breve pero muy fructífero trabajo en la colección de Mastozoología del Museo de La Plata, y a Marcelo Reguero por permitirme el acceso a la colección de paleovertebrados del museo. Y desde luego a Santiago Genta-Iturrería, por haberme recibido en su casa en varias de mis estadías en La Plata.

De igual manera se agradece a Alejandro Kramarz, encargado de la colección de paleovertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), y a Stella Maris Álvarez, por su ayuda durante mis visitas al museo, el envío de información y rápida respuesta a mis consultas. A Pablo Teta, hoy encargado de la colección de mastozoología del MACN, antes compañero de pasillo en el Centro Nacional Patagónico. Gracias por sus charlas (café de por medio) en el

laboratorio, la bibliografía facilitada y las ideas compartidas con gran humildad. A David Flores, antes encarado de la colección de mastozoología del MACN, y a Sergio Lucero por su ayuda durante los días que estuve allí. A Guillermo Cassini, por sus recomendaciones, por su generosidad compartiendo información y su predisposición desinteresada para colaborar conmigo en muchas ocasiones. Y también a la familia Viglino, quienes gentilmente me recibieron en su casa en alguna de mis estadías en Buenos Aires para trabajar en el museo.

A Eduardo “Dudu” Ruigómez, encargado de la colección de paleovertebrados del Museo Paleontológico Egidio Feruglio (MPEF), no solo por facilitarme el acceso a la colección sino también por ayudarme con la gestión de préstamos, traslados, firmas, etc., etc., siempre con la intención de colaborar conmigo. A Diego Pol y Juliana Sterli (también del MPEF) por responder a mis numerosas consultas filogenéticas y de uso del TNT, siempre de la mejor manera.

A Esperanza Cerdeño, por su invaluable ayuda al momento de estudiar el excepcional cráneo de *Mendozahippus fierensis*, y por haber gestionado y concretado la tomografía del holotipo y brindarme la información para que yo dispusiera de ella de la manera en que quisiera. La descripción de ese espécimen fue posible gracias a ella. A Bárbara Vera, siempre dispuesta para ayudarme las veces que la he molestado con alguna consulta, y por las charlas compartidas en congresos y cursos.

A Martín Hechenleitner por recibirme en su casa durante mi visita al CRILAR, y a Lucas Fiorelli por su hospitalidad. A Guillaume Billet y Helder Gomes Rodrigues, por los modelos de superficie de algunos valiosos especímenes. A Mirsha Quinto Sánchez, por sus consejos acerca de cómo tomar las fotos para el análisis morfogeométrico, y por su gran predisposición para ayudarme con el uso de Photomodeler y MorphoJ. Y también a Marina González, por su ayuda para comenzar a utilizar 3D Slicer y sus consejos sobre cómo sacarle el mejor provecho a las tomografías. En relación a lo último, debo también agradecer a Alejandro Panes, técnico del Instituto de Diagnóstico del Este de Chubut (IDECH), por su entusiasmo y colaboración durante la realización de las tomografías, siempre aportando su conocimiento para lograr el mejor resultado posible.

A Roberto Taylor, con quien lamentablemente tuve pocas posibilidades de interactuar, por su invaluable colaboración en campañas organizadas años atrás por el Laboratorio de Paleontología del CENPAT, en el marco de las cuales se realizaron

hallazgos clave para el desarrollo de esta tesis. Y también a Julio César “Bocha” Rúa, con quien sí tuve la suerte de compartir días en el campo, por su ayuda en todos los aspectos que implica una campaña.

A Alexandra Elbakyan, creadora del proyecto Sci-Hub, por brindar acceso al conocimiento científico (en forma de artículos) a millones de personas que como yo, no podrían (ni deberían) pagar por él. Sin su trabajo, la mercantilización del conocimiento sería una barrera aún mayor de lo que ya es para miles de proyectos de investigación.

Y obviamente a mis compañeros y amigos del IPGP y/o de pasillo, a la querida Zulma, a Marina Richieri, a Magalí Cárdenas, Milagros Antún, Gustavo Simões Libardi, Lucio Ibiricu, Mónica Buono, Felipe Busker, Mariana Viglino, Nelson Novo, Marcelo Tejedor, Lucas Cheme Arriaga, Mariel Ferrari, Andrés Bilmes, José Cuitiño y Santiago Bessone. Su ayuda ha sido diaria y en muchos planos (laboral, académico, emocional), excediendo ampliamente lo que se podría mencionar aquí (almuerzos, asados, viajes, “*afters*” de viernes, etc., etc.). Además de ellos, quiero agradecer a Daniel Udrizar Sauthier, Gabriela Massaferrero, Carlos Meister, Miguel Harvey, Miguel Haller y Nilda Weiler, con quienes he tenido menos oportunidades de interactuar (quizás por temáticas menos afines) pero que supieron recibirme de la mejor manera allá por el 2011 cuando llegué al “peine J”, sumándome naturalmente a la dinámica de sus espacios de trabajo y haciéndome sentir muy cómodo hasta el último día.

Y por último, quiero también agradecer a Juan Luis Benedetto, Teresa Sánchez (a quien no pude decírselo) y Marcelo Carrera, quienes me guiaron durante la tesis de grado y me acercaron al mundo paleontológico hace ya unos cuantos años.

A todos, un inmenso agradecimiento.

## **Publicación derivada de la presente Tesis:**

Martínez G, Dozo MT, Gelfo JN, Marani H. 2016. Cranial morphology of the Late Oligocene Patagonian notohippid *Rhynchippus equinus* Ameghino 1897 (Mammalia, Notoungulata) with emphases in basicranial and auditory region. PLoS ONE 11:e0156558. doi:10.1371/journal.pone.0156558.

# ÍNDICE

<b>1. ABREVIATURAS</b> .....	1
<b>1.1. INSTITUCIONALES</b> .....	1
<b>1.2. ANATÓMICAS</b> .....	2
<b>2. RESUMEN / SUMMARY</b> .....	5
<b>3. INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	7
<b>3.1. LOS NOTOUNGULATA</b> .....	8
<b>3.2. LOS “NOTOHIPPIDAE”</b> .....	15
<b>3.2.1. Breve definición y caracterización</b> .....	15
<b>3.2.2. Registro fósil, contexto geológico y localidades portadoras</b> .....	18
<b>3.3. OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y ESTRUCTURA GENERAL DE LA TESIS</b> .....	26
<b>3.3.1. Objetivos</b> .....	26
<b>3.3.2. Hipótesis</b> .....	27
<b>3.3.3. Estructura general de la tesis</b> .....	28
<b>4. ANATOMÍA CRANEANA Y SISTEMÁTICA DE LOS GÉNEROS PREDESEADENSES</b> .....	29
<b>4.1. MATERIALES Y MÉTODO DESCRIPTIVO</b> .....	29
<b>4.1.1. Registro fósil y especímenes considerados</b> .....	29
<b>4.1.2. Criterios de zonificación, medidas y terminología empleada</b> .....	30
<b>4.2. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA</b> .....	35
<b>4.2.1. <i>Pampahippus</i> Bond y López, 1993</b> .....	35
<b>4.2.2. <i>Plexotemnus</i> Ameghino, 1904</b> .....	64
<b>4.2.3. <i>Puelia</i> Roth, 1902</b> .....	68
<b>4.2.4. <i>Eomorphippus</i> Ameghino, 1901.</b> .....	94
<b>4.2.5. “Notohippidae” n. gen., n. sp.</b> .....	108
<b>5. ANATOMÍA CRANEANA Y SISTEMÁTICA DE LOS GÉNEROS DESEADENSES Y POSTDESEADENSES</b> .....	115
<b>5.1. APROXIMACIÓN DESCRIPTIVA COMPLEMENTARIA: OBTENCIÓN DE</b>	

DATOS POR TOMOGRAFÍA .....	115
<b>5.2. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA .....</b>	<b>116</b>
<b>5.2.1. <i>Rhynchippus</i> Ameghino, 1897 .....</b>	<b>116</b>
<b>5.2.2. <i>Morphippus</i> Ameghino, 1897 .....</b>	<b>171</b>
<b>5.2.3. <i>Eurygenium</i> Ameghino, 1895 .....</b>	<b>178</b>
<b>5.2.4. <i>Mendozahippus</i> Cerdeño y Vera, 2010 .....</b>	<b>204</b>
<b>5.2.5. <i>Pascualihippus</i> Shockey, 1997 .....</b>	<b>221</b>
<b>5.2.6. <i>Patagonhippus</i> López, Ribeiro y Bond, 2010 .....</b>	<b>226</b>
<b>5.2.7. <i>Moqueguahippus</i> Shockey <i>et al.</i>, 2006 .....</b>	<b>234</b>
<b>5.2.8. <i>Argyrohippus</i> Ameghino, 1902 .....</b>	<b>238</b>
<b>5.2.9. <i>Notohippus</i> Ameghino, 1891 .....</b>	<b>258</b>
<b>6. ANÁLISIS FILOGENÉTICO Y REVISIÓN SISTEMÁTICA .....</b>	<b>265</b>
<b>6.1. CONTEXTO SISTEMÁTICO .....</b>	<b>265</b>
<b>6.1.1. Los Toxodontia (Owen, 1853) .....</b>	<b>265</b>
<b>6.1.2. Los “Notohippidae”; definiciones y extensiones .....</b>	<b>267</b>
<b>6.2. ANÁLISIS FILOGENÉTICO; MÉTODO Y CONSIDERACIONES GENERALES ..</b>	<b>273</b>
<b>6.2.1. Listado de materiales y criterios para su selección .....</b>	<b>275</b>
<b>6.2.2. Listado de caracteres y criterios para su selección .....</b>	<b>276</b>
<b>6.3. RESULTADOS .....</b>	<b>292</b>
<b>6.4. DISCUSIÓN .....</b>	<b>294</b>
<b>6.4.1. Politomías y taxones inestables .....</b>	<b>294</b>
<b>6.4.2. Los “Notohippidae” en el contexto de los Toxodontia .....</b>	<b>296</b>
<b>6.4.3. Agrupamientos “subfamiliares” .....</b>	<b>300</b>
<b>6.5. CONCLUSIONES .....</b>	<b>305</b>
<b>7. ESTIMACIÓN DE MASA CORPORAL Y TIPO DE ALIMENTACIÓN .....</b>	<b>309</b>
<b>7.1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>309</b>
<b>7.1.1. Inferencia dietaria .....</b>	<b>309</b>
<b>7.1.2. Tamaño corporal e implicancias paleobiológicas .....</b>	<b>311</b>
<b>7.2. MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>	<b>313</b>
<b>7.2.1. Categorías alimentarias (<i>feeding type</i>) y hábitat .....</b>	<b>313</b>
<b>7.2.2. Análisis de mesodesgaste dental: consideraciones generales y</b>	

aplicación en <i>Rhynchippus equinus</i> .....	314
<b>7.2.3. Análisis morfogeométrico del cráneo y de la mandíbula</b> .....	318
7.2.3.1. Método y consideraciones generales .....	318
7.2.3.2. Muestreo taxonómico y criterios para su selección .....	320
7.2.3.3. Listado de <i>landmarks</i> , criterios para su selección y digitalización .....	321
<b>7.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b> .....	327
<b>7.3.1. Análisis de mesodesgaste dental</b> .....	327
<b>7.3.2. Análisis morfogeométrico</b> .....	331
7.3.2.1. Alometría y señal filogenética .....	331
7.3.2.2. Estimación de masa corporal .....	332
7.3.2.3. Tipo de herbivoría en los “ <i>Notohippidae</i> ” .....	337
<b>7.4. CONCLUSIONES</b> .....	343
<b>8. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES DE LA TESIS</b> .....	345
<b>8.1. CONSIDERACIONES SISTEMÁTICO–FILOGENÉTICAS, REGISTRO FÓSIL Y         PERSPECTIVAS</b> .....	345
<b>8.2. INFERENCIA PALEOBIOLÓGICA Y CONTEXTO PALEOAMBIENTAL</b> .....	349
<b>8.3. CONCLUSIONES FINALES</b> .....	350
<b>9. BIBLIOGRAFÍA</b> .....	353
<b>10. APÉNDICES</b> .....	377
<b>10.1. Listado de especímenes complementarios</b> .....	377
<b>10.2. Tabla de medidas</b> .....	379
<b>10.3. Matriz de taxones y caracteres</b> .....	389
<b>10.4. Listado de especímenes comparativos para el análisis filogenético</b> .....	394
<b>10.5. Árbol de consenso estricto y listado de sinapomorfías comunes en el         formato original de salida de TNT</b> .....	396
<b>10.6. Resultados iterPCR</b> .....	400
<b>10.7. Tabla de taxones y categorías incluidos en los análisis paleobiológicos</b> .....	401
<b>10.8. Tabla de valores de mesodesgaste</b> .....	403
<b>10.9. Filogenia compuesta para los análisis filogenéticos</b> .....	405

<b>10.10.</b>	Especímenes fósiles incluidos en los análisis morfogeométricos ...	407
<b>10.11.</b>	Regresiones de los contrastes filogenéticamente independientes sobre el log cs de los seis análisis.....	407
<b>10.12.</b>	Bibliografía apéndices .....	408
<b>11.</b>	<b>COPIA DE PUBLICACIÓN DERIVADA DE LA TESIS .....</b>	<b>411</b>

# 1: ABREVIATURAS

## 1.1 – Abreviaturas institucionales

**ACM:** Amherst Collegue Museum, Amherst, USA; **AMNH:** American Museum of Natural History, New York, USA; **CPJLO:** Colección de Paleontología José Luis Oyarzún, Puerto Natales, Chile; **DGM:** ex Dirección de Geología y Mineralogía, Río de Janeiro, Brasil; **FMNH:** Field Museum of Natural History, Chicago, USA; **IBIGEO:** Instituto de Bio y Geociencias del Noroeste Argentino, Rosario de Lerma, Argentina; **MACN:** Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina; **MCNAM:** Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas de Mendoza "J. C. Moyano", Argentina; **MGP:** Museo di Geologia e Paleontologia, Universita degli Studi di Padova, Italia; **MHNSR:** Museo de Historia Natural de San Rafael, Argentina; **MLP:** Museo de la Plata, Argentina; **MNHN Bol:** Museo Nacional de Historia Natural, La Paz, Bolivia; **MNHN:** Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Francia; **MPEF:** Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina; **MPM:** Museo Regional Provincial Padre "M. J. Molina", Río Gallegos, Argentina; **PVL:** Colección Paleontología de Vertebrados Lillo, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina; **SGO:** Museo Nacional de Historia Natural de Santiago, Chile; **UF:** Florida Museum of Natural History, Universidad de Florida, USA; **UNPSJB:** Repositorio Científico y Didáctico de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Comodoro Rivadavia, Argentina; **YPM-PU:** Yale Peabody Museum, Yale University, New Haven, USA.

## 1.2 – Abreviaturas anatómicas

### Craneanas y mandibulares no dentarias

<b>aant</b>	Ampolla anterior	<b>fopt</b>	Foramen posttemporal
<b>aci</b>	Arteria carótida interna	<b>fosmand</b>	Fosa mandibular
<b>acig</b>	Arco cigomático	<b>fosmx</b>	Fosa maxilar
<b>adm</b>	Arteria diploética magna	<b>fot</b>	Foramen orbitotemporal
<b>aep</b>	Ala epitimpánica	<b>fov</b>	Foramen oval
<b>aimto</b>	Apertura interna del meato tubular osificado	<b>fpalm</b>	Foramen palatino mayor
<b>al</b>	Aliesfenoides	<b>fpc</b>	Foramen palatino caudal
<b>aot</b>	Arteria orbitotemporal	<b>fpg</b>	Foramen postglenoideo
<b>apal</b>	Aponeurosis palatina	<b>fpir</b>	Fenestra piriforme
<b>astm</b>	Arteria estilomastoidea	<b>fro</b>	Frontales
<b>astp</b>	Arteria estapedial	<b>frt</b>	Forámenes de la región temporal
<b>besf</b>	Basiesfenoides	<b>fsm</b>	Foramen suprameatal
<b>bo</b>	Basioccipital	<b>fso</b>	Foramen supraorbital
<b>bul</b>	Bula	<b>fstm</b>	Foramen estilomastoideo
<b>capal</b>	Canal palatino	<b>fstp</b>	Fosa estapedial
<b>cav endoc</b>	Cavidad endocraneana	<b>fsub</b>	Fosa subarcuata
<b>cc</b>	<i>Crus commune</i>	<b>fyug</b>	Foramen yugular
<b>ccor</b>	Cresta coronoides	<b>mae</b>	Meato auditivo externo
<b>cfac</b>	Cresta facial	<b>mai</b>	Meato auditivo interno
<b>cfro</b>	Crestas frontales	<b>mx</b>	Maxilar
<b>ci</b>	Canal infraorbital	<b>na</b>	Nasales
<b>cm</b>	Cresta meatal	<b>lun</b>	Lunar
<b>cmand</b>	Cóndilo mandibular	<b>occ</b>	Occipital
<b>cmster</b>	Cresta masetérica	<b>oesf</b>	Orbitoesfenoides
<b>cnuc</b>	Cresta nucal	<b>orb</b>	Órbita
<b>coa</b>	Coanas	<b>pa</b>	Parietales
<b>cocc</b>	Cóndilo occipital	<b>pacpet</b>	Proceso anteromedial de la cresta petrosa
<b>cocl</b>	Cóclea	<b>pal</b>	Palatino
<b>coe</b>	Cresta occipital externa	<b>pcor</b>	Proceso coronoides
<b>cot</b>	Canal orbitotemporal	<b>pet</b>	Petroso
<b>cpal</b>	Cresta palatina	<b>pfac</b>	Proceso facial
<b>cpet</b>	Cresta petrosa	<b>pis</b>	Pisiforme
<b>cpg</b>	Canal postglenoideo	<b>plac</b>	Proceso lacrimal
<b>cpref</b>	Comisura prefacial	<b>pmx</b>	Premaxilar
<b>cpt</b>	Cresta pterigoidea	<b>ppg</b>	Proceso postglenoideo
<b>cptimp</b>	Cavidad paratimpánica	<b>ppo</b>	Proceso postorbital
<b>crcig</b>	Cresta cigomática	<b>ppoc</b>	Proceso paraoccipital
<b>csag</b>	Cresta sagital	<b>pprg</b>	Proceso preglenoideo
<b>csc</b>	Canales semicirculares	<b>prom</b>	Promontorio

<b>csc</b>	Canal semicircular anterior	<b>prstil</b>	Proceso estiliforme
<b>cscl</b>	Canal semicircular lateral	<b>resf</b>	Rostro esfenoidal
<b>cscp</b>	Canal semicircular posterior	<b>rmed</b>	Reborde medial
<b>csup</b>	Canal supraorbital	<b>rthi</b>	Receso timpanohioideo
<b>ctimp</b>	Cavidad timpánica	<b>scty</b>	Salida de la <i>chorda tympani</i>
<b>ctrans</b>	Cresta transversa	<b>sep</b>	Seno epitimpánico
<b>cun</b>	Cuneiforme	<b>sfpalm</b>	Surco del foramen palatino mayor
<b>eopet</b>	Exposición occipital del petroso	<b>sinf</b>	Sínfisis
<b>escf</b>	Escafoides	<b>smhyd</b>	Surco milohioideo
<b>esc</b>	Escamoso	<b>spi</b>	Seno petroso inferior
<b>fai</b>	Foramen acústico inferior	<b>ss</b>	Seno venoso sigmoideo
<b>fas</b>	Foramen acústico superior	<b>ste</b>	Surco asociado al tubo de Eustaquio
<b>fc</b>	Foramen condilar	<b>svdt</b>	Seno venoso diploico transversal
<b>fec</b>	Fenestra coclear	<b>svtm</b>	Seno venoso temporal
<b>feo</b>	Fisura esfenorbital	<b>svtr</b>	Seno venoso transverso
<b>fep</b>	Fisura esfenopalatina	<b>te</b>	Tubo de eustaquio
<b>fescf</b>	Fosa escafoides	<b>ti</b>	Timpánico
<b>fesf</b>	Fisura esfenotimpánica	<b>tvp</b>	<i>Tensor veli palatini</i>
<b>fev</b>	Fenestra vestibular	<b>unc</b>	Unciforme
<b>ffs</b>	Foramen facial secundario	<b>vcp</b>	Vena emisaria capsuloparietal (o postglenoidea)
<b>fg</b>	Fosa glenoidea	<b>ve</b>	Vestíbulo
<b>fi</b>	Foramen incisivo	<b>veo</b>	Vena emisaria occipital
<b>flac</b>	Foramen lacrimal	<b>vet</b>	Vena emisaria temporal
<b>fm</b>	Foramen magnum	<b>vhg</b>	Vena hipoglosal
<b>fmand</b>	Foramen mandibular	<b>vot</b>	Vena orbito-temporal
<b>fment</b>	Foramen mentoniano	<b>vsm</b>	Vena suprameatal
<b>fo</b>	Foramen óptico	<b>vt</b>	Vasos temporales
<b>foet</b>	Foramen etmoidal	<b>vvi</b>	Vena yugular interna
<b>foi</b>	Foramen infraorbital	<b>yu</b>	Yugal
<b>fom</b>	Foramen mastoideo		

## Dentarias

### Dentición superior

<b>2ª cr</b>	2ª cresta
<b>2ª cr+cro</b>	2ª cresta + <i>crochet</i>
<b>amfc</b>	Apertura mesial de la fosa central
<b>amlfc</b>	Apertura mesiolingual de la fosa central
<b>cem</b>	Cemento
<b>cingd</b>	Cíngulo distal
<b>cingdl</b>	Cíngulo distolingual

### Dentición inferior

<b>crprt</b>	Cresta del protocónido
<b>cling</b>	Cresta lingual
<b>cristd</b>	Crístida
<b>prtcrisd</b>	Protocrístida
<b>parcristd</b>	Paracrístida
<b>prtlfid</b>	Protolófidio
<b>hflxd</b>	Hipofléxido

<b>cingdl (alto)</b>	Cíngulo distolingual alto	<b>flex en-hlfd</b>	Fléxido ento-hipolófidio
<b>cingl</b>	Cíngulo lingual	<b>fpost</b>	Fosétida posterior
<b>cinglb</b>	Cíngulo labial	<b>flex tr</b>	Fléxido del trigónido
<b>cingm</b>	Cíngulo mesial	<b>flex me-enlfd</b>	Fléxido meta-entolófidio
<b>cingml</b>	Cíngulo mesiolingual	<b>fos tr-tal</b>	Fosétida trigónido-talónido
<b>clmme</b>	Columna del metacono	<b>fenlfd</b>	Fosétida del entolófidio
<b>clmpa</b>	Columna del paracono	<b>hlfd</b>	Hipolófidio
<b>crint</b>	Cresta intermedia	<b>cnuld</b>	Conúlido
<b>crmltp</b>	Crestas múltiples	<b>hcnuld</b>	Hipoconúlido
<b>cling</b>	Cresta lingual	<b>pacnd</b>	Paracónido
<b>eclfo</b>	Ectolofo	<b>palfd</b>	Paralófidio
<b>fantlab</b>	Foseta anterolabial	<b>mtlfd</b>	Metalófidio
<b>fdist</b>	Foseta distal	<b>mtcnd</b>	Metacónido
<b>flabmed</b>	Foseta labial media	<b>encnd</b>	Entocónido
<b>fling</b>	Foseta lingual	<b>prtcnd</b>	Protocónido
<b>fplab</b>	Foseta posterolabial	<b>mtcnd</b>	Metacónido
<b>hcno</b>	Hipocono	<b>cingdd</b>	Cingúlido distal
<b>hlfo</b>	Hipolofo	<b>cingdlb</b>	Cingúlido labial
<b>mestl</b>	Metastilo	<b>cingdlg</b>	Cingúlido lingual
<b>mtlfo</b>	Metalofio	<b>cingdmlg</b>	Cingúlido mesiolingual
<b>pacno</b>	Paracono	<b>cingddlg</b>	Cingúlido distolingual
<b>pacnul</b>	Paracónulo	<b>enlfd</b>	Entolófidio
<b>palfd</b>	Paralofio		
<b>parstl</b>	Parastilo		
<b>prtcno</b>	Protocono		
<b>prtlfo</b>	Protolofo		

## 2: RESUMEN/SUMMARY

Dentro del suborden Toxodontia (Notoungulata), los “Notohippidae” (Ameghino, 1894) corresponden a notoungulados de mediano tamaño (generalmente), característicos entre el Eoceno temprano y el Mioceno temprano de América del Sur, siendo la Edad Mamífero Deseadense (Oligoceno tardío) el período en el que se registra la mayor cantidad de géneros. Por su dentición (en general completa y cerrada, con caninos incisiviformes, tendencia temprana a la hipsodoncia y cemento en la superficie de los molares en los géneros más modernos) han sido considerados uno de los grupos de pastadores más antiguos del subcontinente. Desde un punto de vista sistemático-filogenético, corresponden a un grupo controversial cuya monofilia (y la de los agrupamientos internos “Rhynchippinae” y “Notohippinae”) está fuertemente cuestionada. En este contexto se presentan dos interrogantes principales, los cuales han estructurado esta tesis y dirigido el planteo de los objetivos específicos; (1) ¿constituyen los “Notohippidae” (y sus agrupamientos internos “Rhynchippinae” y “Notohippinae”) grupos que reflejan ancestralidad común? y (2) ¿qué información brinda la morfología del cráneo y de la mandíbula en relación a dos aspectos paleobiológicos fundamentales como son el tipo de alimentación y la masa corporal?.

El primero de ellos implicó la descripción anatómica detallada del material fósil. La implementación de técnicas no destructivas para la observación de estructuras internas (análisis por tomografía), permitió profundizar en la descripción del oído y del basicráneo en general. Paralelamente, las descripciones constituyeron la fuente de datos para la matriz de caracteres del análisis filogenético, cuyos resultados desafían severamente la hipótesis de monofilia de los “Notohippidae”. En cuanto a los agrupamientos internos, no se identificó ningún clado que agrupe a los “Rhynchippinae”, mientras que en el caso de los “Notohippinae”, la sinonimia de varios de los géneros que originalmente conformaban el agrupamiento y la condición parafilética de los “Notohippidae”, hacen de éste un clado de relativa relevancia sistemática.

El segundo eje se abordó desde la morfometría geométrica, siguiendo metodologías aplicadas en grupos fósiles afines (ej. Toxodontidae) y basadas en el planteo de analogías con ungulados actuales. Los análisis de cráneo brindaron estimaciones de masa (a partir del tamaño del centroide) para su comparación con estimaciones previas en base a ecuaciones alométricas. Por su parte, los resultados que arrojaron los análisis de la mandíbula sugieren, al menos en los “Notohippidae” deseadenses y post deseadenses, un tipo de alimentación por pastoreo o mixta, siendo menos probable un hábito ramoneador estricto. Métodos alternativos como análisis de microdesgaste dentario o análisis de isótopos estables permitirán, a futuro, complementar estos resultados y contribuir aún más al conocimiento integral de un grupo cuyo estudio ha estado históricamente orientado al campo sistemático.

## Summary

Among Toxodontia, the “Notohippidae” (Ameghino, 1894) were medium-size notoungulates (generally) that inhabited South America from the early Eocene to early Miocene, achieving their highest diversity during the Deseadan South American Land Mammal Age. Based on their teeth morphology (generally complete and closed dentition, incisiform canines, early tendency to hypsodonty and cementum-covered crowns in the younger representatives), they have been considered one of the oldest grazers of South America. From a phylogenetic perspective, they represent an extremely controversial family since the monophyly of the group (and its subfamilies “Rhynchippinae” and “Notohippinae”) has been severely challenged. In this context, two main questions arise that have been addressed in the present thesis: (1) Are “Notohippidae” (and the subfamilies “Rhynchippinae” and “Notohippinae”) natural groups that reflect common ancestry? and (2), what can be inferred from skull and mandible morphology regarding two critical paleobiological issues, such as feeding behavior and body size?

The first question required an extremely detailed anatomical description of the fossil specimens included in the thesis. The use of non-destructive imaging techniques (CT-scanning and 3D reconstructions) allowed for a more detailed account of the ear region and basicranium. Anatomical descriptions were also the data source for the phylogenetic analyses, whose results did not support “Notohippidae” monophyly. Regarding subfamily grouping, “Rhynchippinae” were not recovered as a clade. As for the “Notohippinae”, although phylogenetic analyses suggested certain support for the subfamily, the paraphyletic condition of the “Notohippidae” and the synonymy of most of the genera that were originally grouped within the clade, make “Notohippinae” a group of minor relevance in the systematic context of Toxodontia.

The second question was addressed from a geometric morphometric approach, following methodologies previously applied in other closely-related Toxodontia (i. e. Toxodontidae). These methods are based on the comparison with modern functional analogues. Skull shape analyses provided body mass estimates (obtained from centroid size) to compare with estimates based on classical allometric equations. On the other hand, mandible shape analysis suggested (at least for some Deseadan and Santacrucian representatives) a grazer or mixed feeding behavior. Alternative approaches such as enamel microwear or stable isotopes analyses could complement these results and contribute to a better understanding of key ecological issues of “Notohippidae” other than systematic and phylogeny.

### 3: INTRODUCCIÓN GENERAL

La fauna de mamíferos endémicos de América del Sur evolucionó durante gran parte del Cenozoico en un contexto de aislamiento geográfico que culminó con la formación del Istmo de Panamá hace alrededor de 3 Ma. Esta circunstancia hizo de ésta una fauna particular y muy diferente de la fauna mamaliana coetánea del hemisferio norte (Simpson, 1950; Marshall *et al.*, 1983; Pascual *et al.*, 1985, 1992, 1996; Ortiz-Jaureguizar, 1986; Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990, 2007; Goin *et al.*, 2012). Un grupo particularmente relevante fue el de los llamados ungulados nativos de América del Sur, nombre con el que habitualmente se agrupa a los órdenes Litopterna, Notoungulata, Astrapotheria, Xenungulata y Pyrotheria. Solo para el orden Notoungulata (Fig. 1) se conocen más de 140 géneros (Croft, 1999), lo que permite tener una idea de la riqueza de su registro fósil y dimensionar su diversidad y esplendor durante el Cenozoico de América del Sur.

Fue *Toxodon platensis*, justamente un notoungulado, el primer ungulado nativo de América del Sur en ser descrito (Owen, 1837). Su autor, Richard Owen, basó su descripción en un cráneo proveniente del Pleistoceno (arroyo Sarandí, Río Negro, Uruguay) que le enviara el célebre naturalista Charles Robert Darwin (Pasquali *et al.*, 2011). Sin embargo, fue hacia finales del siglo XIX y primeras décadas del siglo XX, cuando se describieron gran parte de los taxones que hoy pertenecen a Notoungulata, en gran medida gracias al extenso trabajo de los hermanos Florentino y Carlos Ameghino. Merece ser destacada la publicación del año 1897, en la que Florentino Ameghino realizó una serie de apreciaciones generales acerca de la particular fauna sudamericana, y en especial, acerca de los ungulados nativos. Uno de los aspectos que más llamó su atención fue su diversidad morfológica, la cual lo llevó a distribuir las ciento quince especies descritas (alrededor de 60 géneros y 30 familias) en 18 subórdenes diferentes.

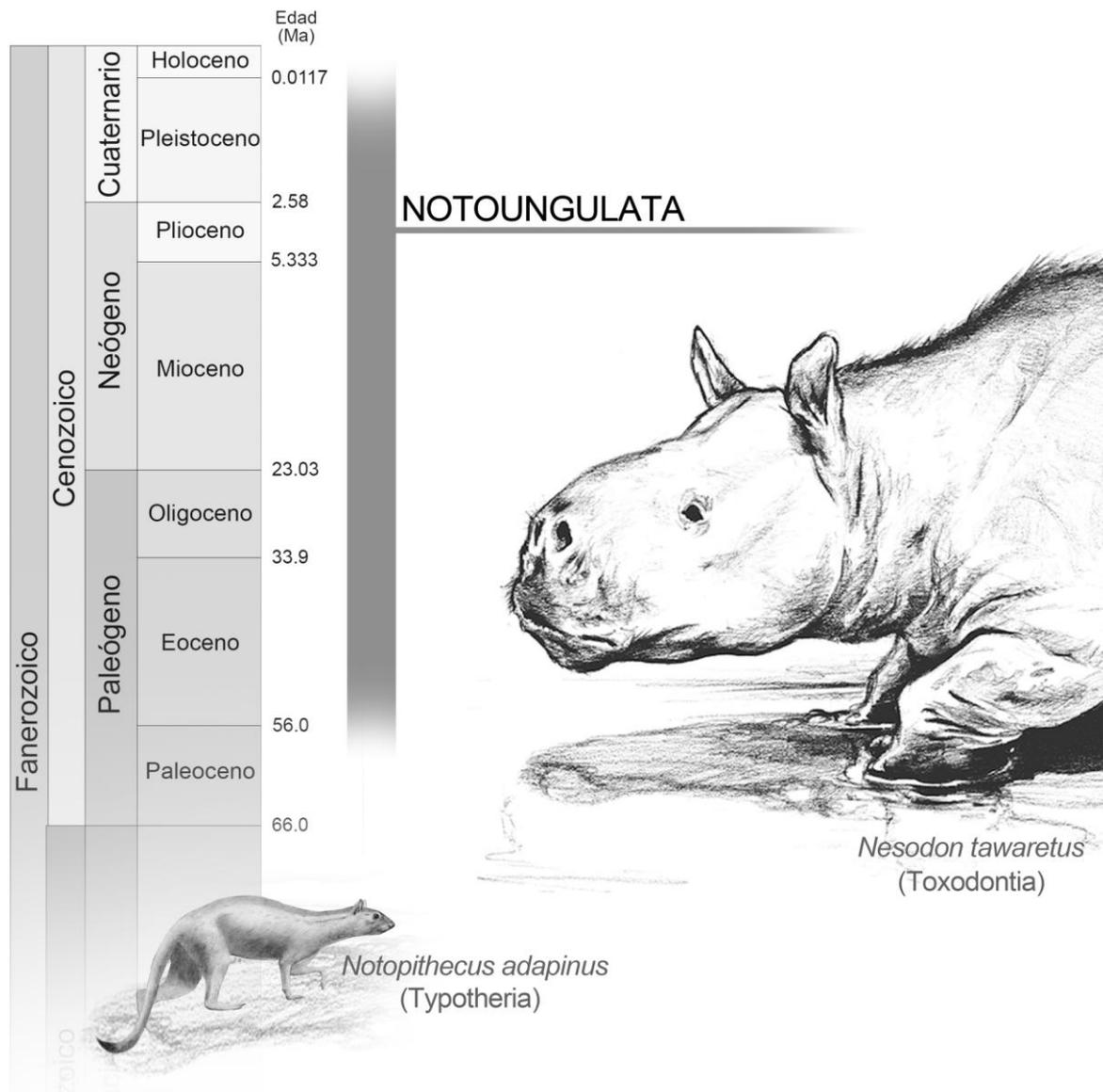
Producto de esta diversidad y de las similitudes morfológicas que muchos de los representantes mostraban con diferentes mamíferos del hemisferio norte, Ameghino relacionó a varios representantes de los Notoungulata con taxones holárticos, e incluso los consideró como ancestros de algunos de los grandes grupos de mamíferos actuales. Según sus hipótesis, los “Notopithecidae” estaban

relacionados a los primates, los “Archaeohyracidae” a los hyracoideos, los “Notohippidae” a los Proterotheriidae, los “Condylarthra” y los Equidae, los “Homalodontotheridae” a los Chalicotheriidae, y los “Isotemnidae” podrían haber sido ancestros de los Tillodonta. Como se desarrollará a continuación, hubo aspectos morfológicos claves que pasaron desapercibidos para Ameghino, y que luego se transformarían en la evidencia para sostener un origen común a todos los representantes de esta particular fauna.

### 3.1 - Los Notoungulata

El orden Notoungulata fue propuesto por Roth en el año 1903. Lejos aún de los conceptos sistemático-filogenéticos actuales, el gran acierto de Roth fue centrarse en los aspectos morfológicos compartidos y no en aquellos en los que diferían. Probablemente si Roth hubiera puesto el foco en las diferencias, habría encontrado un patrón de agrupamiento atomizado, similar a las conclusiones a las que había llegado Ameghino apenas unos años antes. Estas particularidades morfológicas involucraban a la región occipital, al hueso petroso y al escamoso, y fueron detalladas bajo el título “Los huesos temporales del grupo Notoungulata”. Entre los aspectos mencionados por Roth, hay dos que resultaron particularmente relevantes; la presencia de lo que hoy se conoce como senos epitimpánicos, y el desarrollo de la porción mastoidea del petroso, “*a veces pneumatizada*”, que “*se introduce en la parte lateral del cráneo en forma de cuña entre el exoccipital y el escamoso*”.

A partir de las observaciones de Roth, los notoungulados como entidad taxonómica comenzaron a aparecer en las clasificaciones que se publicaron posteriormente. Esta constituye una diferencia importante respecto de aquellas primeras contribuciones de Ameghino, quien irónicamente, como lo remarcará Simpson (1948), no reconoció nunca su existencia a pesar de haber contribuido más que nadie a su conocimiento.



**Fig. 1:** biocrón de los Notoungulata y reconstrucción del Typotheria *Notopithecus adapinus* (tomado y editado de la figura 7 de Vera [2012]) y del Toxodontia *Nesodon tawaretus* (tomado y editado de la figura 1 de Forasiepi *et al.* [2014]) para ejemplificar dos morfotipos muy diferentes.

Scott (1904) tomó el agrupamiento propuesto por Roth (pero bajo el nombre de Toxodonta<sup>1</sup>) para agrupar a los Toxodonta, Typotheria, Entelonychia y Pyrotheria,

<sup>1</sup> El nombre Toxodonta fue propuesto por Owen en el año 1853. Al definirse el orden Notoungulata (Roth, 1903) este agrupamiento pasó a ser un suborden dentro de Notoungulata. Scott (1904) mantuvo el agrupamiento propuesto por Roth (1903) pero bajo el nombre de Toxodonta, y creó el nombre Toxodonta para hacer referencia al suborden. Posteriormente, el nombre Toxodonta para referirse al orden Notoungulata fue dejado de lado, pero muchos autores mantuvieron el nombre Toxodonta para referirse al suborden. Solo durante esta breve revisión histórica se seguirá el nombre que utilizaron los diferentes autores en sus publicaciones (Toxodonta o Toxodontia). Durante el desarrollo posterior de la tesis se hará referencia al suborden siguiendo el criterio empleado en

mientras que elevó la categoría taxonómica de Notoungulata a superorden, agrupando a los Toxodontia, Astrapotheria y Litopterna. Osborn (1910) (Fig. 2 A) también dio a los Notoungulata este mismo estatus, pero agrupando a los órdenes Toxodontia, Litopterna y Pyrotheria. Scott (1913) (Fig. 2 B) desestimó el nombre Notoungulata (al que él había dado la categoría de superorden), tomó el agrupamiento propuesto por Roth pero bajo el nombre de Toxodontia, y excluyó a Astrapotheria y Litopterna. Posteriormente, Schlosser (1923) (Fig. 2 C) agrupó bajo esta denominación a los subórdenes Typotheria, Toxodontia, Entelonychia y Astrapotherioidea. Más allá de los nombres y de las jerarquías, los Notoungulata (o agrupaciones equivalentes) comenzaron a estar presentes en las diferentes hipótesis planteadas por quienes en ese entonces se dedicaban al estudio de estos mamíferos.

En el año 1934, George Gaylord Simpson, destacado paleontólogo norteamericano, heredero y continuador del trabajo de los hermanos Ameghino, propuso una hipótesis en la que reconoció los órdenes Condylarthra, Litopterna, Astrapotheria, Pyrotheria y Notoungulata, éste último agrupando a los subórdenes Notioprogonia, Entelonychia, Toxodonta y Typotheria (Fig. 2 D). Una de las principales modificaciones que presentó esta clasificación fue la creación del suborden Notioprogonia, el cual, según las propias palabras de Simpson, facilitaba la diferenciación de los tres subórdenes restantes. En efecto, este nuevo suborden incluía a las “familias problema” Notostylopidae, Henricosborniidae y Arctostylopidae, contenidas antes en los otros subórdenes merced a la flexibilización de criterios o forzando interpretaciones. Según Simpson, estas familias eran “primitivas”, poco especializadas y sin una relación clara con ninguno de los otros tres subórdenes. A pesar de proponer su creación, el mismo Simpson reconoció en aquella publicación que el suborden Notioprogonia quedaba definido en gran parte por caracteres “primitivos”, y que podría estar agrupando taxones potencialmente separables. Sin embargo, hasta tanto esto no se probara, este agrupamiento resultaba práctico y conveniente.

Tiempo después, en el año 1948 (primera parte) y posteriormente en 1967 (segunda parte), Simpson publicó su obra *“The beginning of the age of Mammals in South America”* (El comienzo de la era de los mamíferos en Sudamérica). En el

---

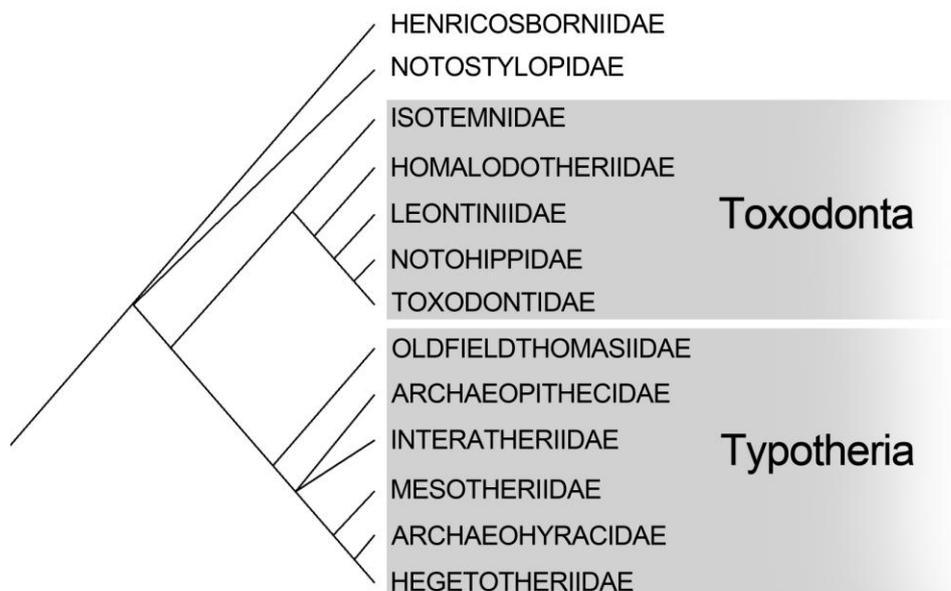
publicaciones de relevancia (ej. Gabbert, 2004; Billet, 2011), es decir, bajo el nombre Toxodontia (Owen, 1853) pero de acuerdo a la definición extensional de Simpson (1967a).

contexto particular de los Notoungulata, se destaca la ampliación del suborden Toxodonta incluyendo a muchos de los representantes del antiguo suborden Entelonychia, el cual ya había dejado de ser considerado como tal por el mismo Simpson en su publicación del año 1945. El otro aspecto novedoso fue la creación del suborden Hegetotheria. De acuerdo a Simpson, los hegetoterios merecían una distinción subordinada por separarse tempranamente del resto de los Typotheria. Si bien muchas de sus consideraciones (incluyendo ésta última respecto de la creación del suborden Hegetotheria) difieren mucho de las hipótesis actuales, esta obra sentó las bases sistemáticas que por varios años dieron el marco al estudio de los ungulados nativos de América del Sur.

Sin embargo, fue Richard Cifelli (1983, 1993) quien por primera vez publicó una hipótesis filogenética a partir de un análisis cladístico para explorar las relaciones evolutivas a nivel de los diferentes órdenes de ungulados nativos. En referencia a los Notoungulata, sus resultados sugirieron la monofilia de los subórdenes Toxodonta (*sensu lato*, incluyendo a "Isotemnidae" y Homalodotheriidae) y Typotheria, quedando sin resolver las relaciones de estos subórdenes con las familias Henricosborniidae y Notostylopidae. Estas familias (antes reunidas dentro del suborden Notioprogonia) no se agruparon como clado sino como parte de una politomía junto al resto de los Notoungulata (Toxodonta + Typotheria) (Fig. 3). Aunque se considera una valiosa contribución, el muestreo taxonómico fue algo limitado (cada familia estaba representada solo por uno o dos géneros) y se basó principalmente en caracteres dentarios.

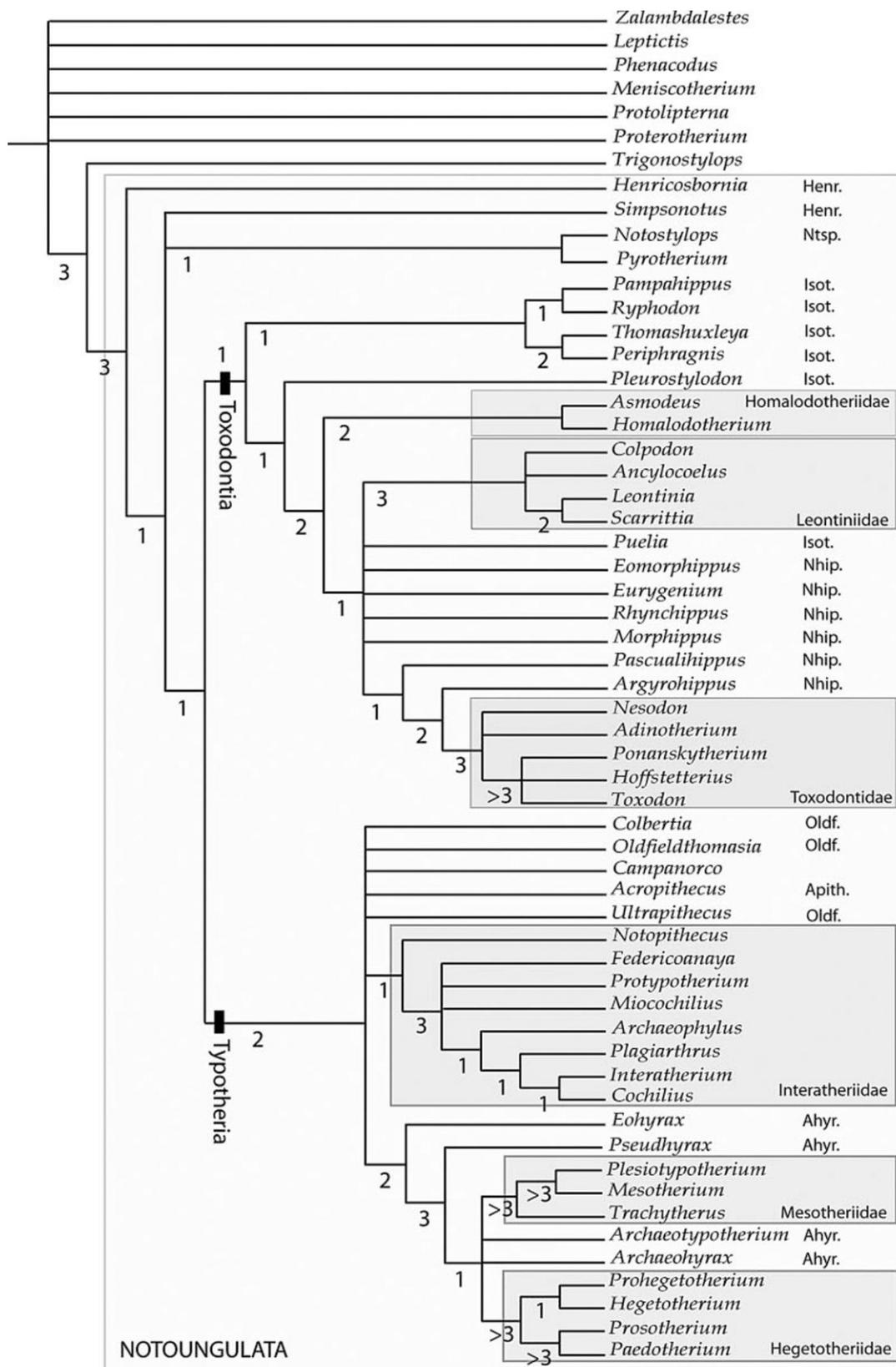
- A** Order CONDYLARTHRA  
Fam. *Inc.*  
*Didolodus*, etc.
- Superorder NOTOUNGULATA
- Order TOXODONTIA
- Suborder HOMALODOTHERIA  
Notostylopidae  
Homalodotheriidae
- Suborder ASTRAPOTHERIA  
*Inc. sed.* Albertogaudryidae  
*Inc. sed.* Isotemnidae  
Astrapotheriidae
- Suborder TOXODONTIA  
*Inc. sed.* Archaeohyracidae  
Toxodontidae
- Suborder TYPOTHERIA  
Interatheriidae  
Hegetotheriidae  
Typotheriidae
- Order LITOPTERNA  
Proterotheriidae  
Macraucheniidae
- Order PYROTHERIA  
Pyrotheriidae
- B** Order TOXODONTIA
- Suborder TOXODONTA  
Toxodontidae  
Notohippidae  
Leontiniidae
- Suborder TYPOTHERIA  
Typotheriidae  
Interatheriidae  
Hegetotheriidae  
Notopithecidae  
Archaeopithecidae  
Archaeohyracidae
- Suborder ENTELONYCHIA  
Notostylopidae  
Isotemnidae  
Homalodontotheriidae
- Suborder PYROTHERIA  
Pyrotheriidae
- Order ASTRAPOTHERIA  
Astrapotheriidae  
Trigonostylopidae
- Order LITOPTERNA  
Macraucheniidae  
Proterotheriidae  
Didolodidae
- C** Order UNGULATA
- Suborder LITOPTERNA  
Bunolipternidae<sup>1</sup>  
Macraucheniidae  
Proterotheriidae  
Adiantidae
- Suborder AMBLYPODA  
Pyrotheria<sup>1</sup>
- Order NOTOUNGULATA
- Suborder TYPOTHERIA  
Notopithecidae  
Interatheriidae  
Hegetotheriidae  
Typotheriidae  
Archaeopithecidae  
Archaeohyracidae
- Suborder TOXODONTIA  
Notohippidae  
Nesodontidae  
Toxodontidae
- Suborder ENTELONYCHIA  
Arctostylopidae  
Notostylopidae  
Isotemnidae  
Leontiniidae  
Homalodontotheriidae
- Suborder ASTRAPOTHERIOIDEA  
Trigonostylopidae  
Albertogaudryidae  
Astrapotheriidae
- D** Order CONDYLARTHRA Cope, 1881.  
Didolodontidae Scott, 1913.<sup>3</sup>
- Order LITOPTERNA Ameghino, 1889.  
Macraucheniidae Gill, 1872.  
Proterotheriidae Ameghino, 1887.
- Order NOTOUNGULATA, Roth, 1903.
- Suborder NOTIOPROGONIA, new.  
Arctostylopidae Schlosser, 1923.  
Henricosborniidae Ameghino, 1901.  
Notostylopidae Ameghino, 1897.
- Suborder ENTELONYCHIA Ameghino, 1893.  
Isotemnidae Ameghino, 1897.  
Homalodotheriidae Ameghino, 1889.
- Suborder TOXODONTA Owen, 1858.  
Notohippidae Ameghino, 1894.  
Toxodontidae Gervais, 1847.  
?Leontiniidae Ameghino, 1895.
- Suborder TYPOTHERIA Zittel, 1893.  
Notopithecidae Ameghino, 1897.  
Interatheriidae Ameghino, 1887.  
Typotheriidae Lydekker, 1886.  
Hegetotheriidae Ameghino, 1894.  
?Archaeohyracidae Ameghino, 1897.  
?Acoelodidae Ameghino, 1901.
- Order ASTRAPOTHERIA Lydekker, 1894.  
Suborder ASTRAPOTHERIOIDEA<sup>1</sup> Ameghino, 1894.  
Astrapotheriidae Ameghino, 1887.  
Suborder TRIGONOSTYLOPOIDEA, new.  
Trigonostylopidae Ameghino, 1901.
- Order PYROTHERIA Ameghino, 1895.  
Pyrotheriidae Ameghino, 1889.

**Fig. 2:** Clasificaciones propuestas por Osborn (1910) (A), Scott (1913) (B), Schlosser (1923) (C) y Simpson (1934) (D). Los Notoungulata (o grupos equivalentes) se destacan en gris en cada una de las clasificaciones.



**Fig. 3:** hipótesis filogenética de Cifelli 1993

En los años posteriores, numerosas publicaciones abordaron grupos particulares de Notoungulata (Reguero *et al.*, 1996; Kay *et al.*, 1997; Shockey, 1997; Reguero, 1999; Hitz *et al.*, 2000; Croft *et al.*, 2003; Shockey y Anaya, 2008; Reguero y Prevosti, 2010) constituyendo importantes contribuciones puntuales, pero fueron recién las publicaciones de Billet (2010, 2011) las que explícitamente buscaron indagar acerca de las relaciones evolutivas a nivel de los Notoungulata en general. Especialmente relevante fue su publicación del año 2011, la cual incluyó más de 50 géneros y 133 caracteres morfológicos. Tal cual se esperaría para un orden cuya monofilia está ampliamente aceptada, los Notoungulata conformaron un clado (Fig. 4). A nivel de los agrupamientos subordinales, la hipótesis filogenética de Billet coincide con Cifelli (1993) en que solo los subórdenes Toxodontia y Typotheria resultaron grupos monofiléticos. Respecto de Henricosborniidae, el género *Henricosbornia* se ubicó como grupo hermano del resto de los Notoungulata, mientras que *Simpsonotus* lo hizo en una politomía junto al clado constituido por *Notostylops* (Notostylopidae) + *Pyrotherium* y al clado conformado por Toxodontia + Typotheria.



**Fig. 4:** hipótesis filogenética de Billet (2011). Henr (Henricosborniidae), Ntsp (Notosty-lopidae), Nhip (“Notohippidae”), Isot (“Isotemnidae”), Oldf (Oldfieldthomasiidae), Apith (Archaeopithecidae), Ahyr (Archaeohyracidae).

Uno de los aspectos más controversiales surgidos de este análisis fue la inclusión de *Pyrotherium* dentro de los Notounugulata, algo que había sido sugerido previamente por Patterson (1977) (sin embargo, ver también Muizon *et al.*, 2015). A nivel de familias, solo los Homalodotheriidae, Leontiniidae, Toxodontidae, Intertheriidae, Mesotheriidae y Hegetotheriidae conformaron clados, mientras que el resto de las familias, entre ellas los “Notohippidae”, no constituyeron grupos monofiléticos (Billet, 2011). En particular, las posiciones controversiales de géneros como *Pampahippus* y *Puelia* (ver más adelante) resultan especialmente relevantes en el contexto de esta tesis. Hipótesis más recientes (Shockey *et al.*, 2012; Billet y Muizon, 2013; Deraco y García-López, 2015; García-López *et al.*, 2017a; Hernández Del Pino *et al.*, 2017), se retomarán en la sección 6 (Análisis filogenético y revisión sistemática). En líneas generales coinciden con la hipótesis de Billet (2011), pero determinados aspectos puntuales serán discutidos con más detenimiento en el capítulo específico.

## 3.2 - Los “Notohippidae”

### 3.2.1 – Breve definición y caracterización

Dentro del suborden Toxodontia, los “Notohippidae” constituyen una de las familias más controversiales desde un punto de vista sistemático, y poco explorada en el campo paleobiológico. Fue mencionada por primera vez por Ameghino en su publicación del año 1894, en la que describió los primeros restos de *Notohippus*, un género de Edad Mamífero (EM)<sup>2</sup> Santacrucense (Mioceno). Sin embargo, la riqueza taxonómica del agrupamiento se incrementó rápidamente a partir de una serie de publicaciones (Ameghino, 1895, 1897, 1901, 1902a, 1902b) en las que se describieron varios géneros nuevos, principalmente de EM Deseadense, pero también pre y postdeseadenses. Casi medio siglo después, Simpson (1945) agrupó los géneros conocidos hasta ese momento en dos subfamilias; Rynchippinae (agrupando a *Pseudostylops*, *Morphippus*, *Rhynchippus* y *Eurygenium*) y Notohippinae (*Interhippus*, *Nesohippus*, *Argyrohippus*, *Stilhippus*, *Perhippidium* y *Notohippus*). Aunque algunos de

---

<sup>2</sup> Siguiendo a Gelfo (2006), se emplean las Edades Mamífero de América del Sur (SALMAs, según sus siglas en inglés) de acuerdo a la interpretación biocronológica de Walsh (1998), en un sentido práctico, a conciencia de su compleja definición y múltiples interpretaciones, y a falta de referencias litoestratigráficas, cronoestratigráficas o geoestratigráficas precisas en la mayoría de los casos.

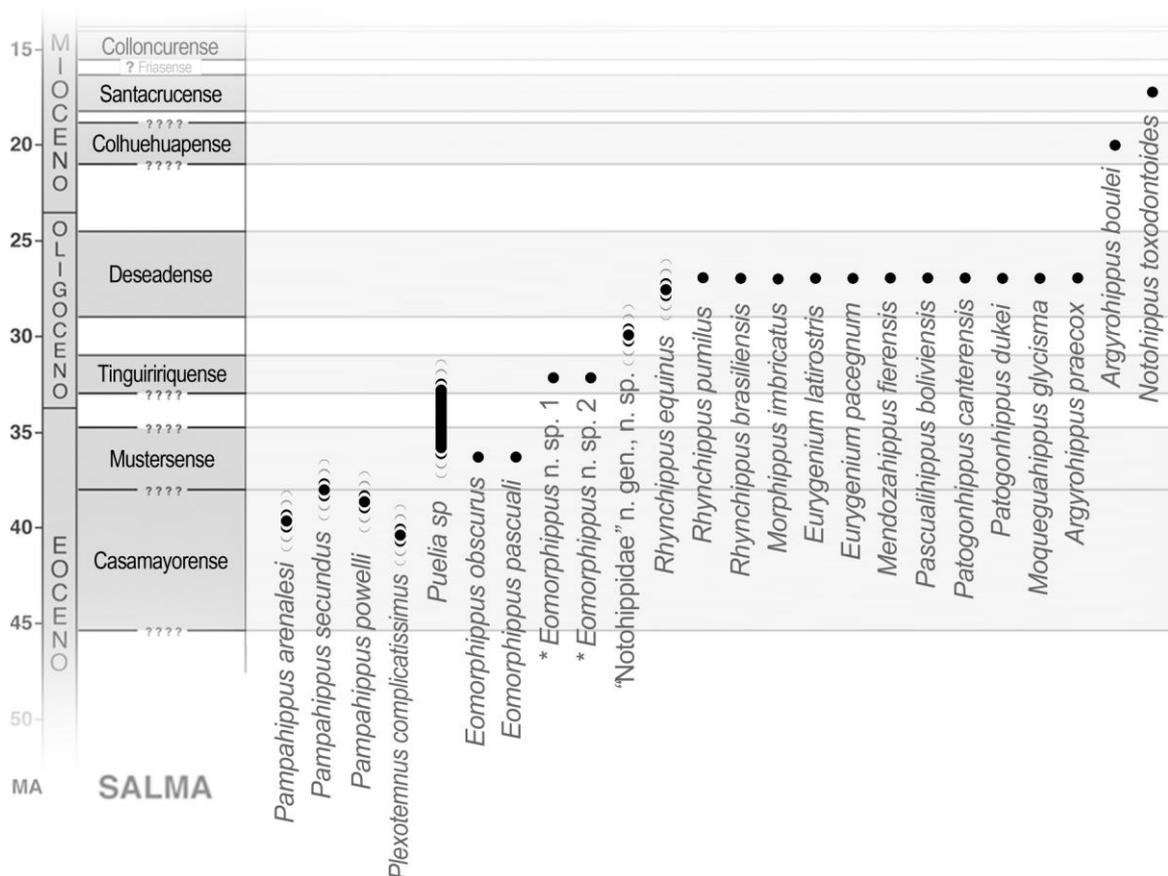
estos géneros resultaron ser sinónimos y otros nuevos fueron descritos (ver más adelante), varios autores pusieron en duda la validez de la familia y los agrupamientos subfamiliares como clados o grupos monofiléticos (Bond y López, 1993; Cifelli, 1993; Shockey, 1997; Marani y Dozo, 2005; Cerdeño y Vera, 2010; Billet, 2011). Si bien este tema será desarrollado en la sección 6 (Análisis filogenético y revisión sistemática), es pertinente destacar en esta instancia que ninguno de los análisis incluyó la totalidad de los géneros conocidos para la familia. Bajo esta circunstancia, resulta evidente la necesidad de un análisis filogenético cuyo objetivo explícito sea el de evaluar la monofilia del grupo, las relaciones filogenéticas en el seno del agrupamiento y entre éste y el resto de los Toxodontia.

*A priori*, y con el fin de delimitar el grupo núcleo de estudio, se considerará a los “Notohippidae” *sensu* Bond y López (1993), aún cuando su entidad y sus límites (como se desarrollará a lo largo de la tesis) son materia de discusión. Esta definición incluye a los géneros del Eoceno *Pampahippus*, *Plexotemnus* y *Puelia*, a pesar de que algunos de ellos han sido considerados alternativamente como Isotemnidae (ej. Billet [2011]). De acuerdo a esta definición, el biocrón de la familia se extiende desde la EM Casamayorensis (Eoceno medio-tardío) hasta el “Piso Notohippidense” de la EM Santacruces (Mioceno temprano), siendo su registro especialmente diverso hacia finales del Oligoceno (EM Deseadense) (Fig. 5).

Desde un punto de vista morfológico, los “Notohippidae” podrían considerarse notoungulados de mediano tamaño, aunque con algunas excepciones notablemente más pequeñas que la media, como *Plexotemnus complicatissimus* o *Pampahippus secundus*. En general se caracterizan por una serie dentaria continua (a excepción de *Argyrohippus* y probablemente *Notohippus*, que poseen diastema), caninos incisiviformes y molares de tipo lofodonte. Los representantes más antiguos muestran una dentición braquiodonte, pero tempranamente en su registro aparecen formas como *Eomorphippus obscurus*, de EM Mustersense (Eoceno tardío), con coronas de mayor altura. Por su parte, los géneros postmustersenses (a excepción de *Mendozahippus fierensis*, el cual es considerado braquiodonte por Cerdeño y Vera, 2010) muestran coronas altas, y en algunos casos (*Moqueguahippus*, *Argyrohippus*, *Notohippus*) se observa una notable capa de cemento en la superficie de sus molares (Bond y López 1993, Shockey *et al.*, 2006, 2009). Por su parte, Bond y López (1993) mencionaron que ciertas características postcraneanas (ej. la reducción de los dedos

laterales) estarían asociadas a un andar cursorial. Lamentablemente, el esqueleto postcraneano es conocido en un gran porcentaje solo para los géneros *Rhynchippus* y *Eurygenium*, mientras que es conocido parcialmente o casi desconocido para el resto de los “Notohippidae”.

Estas características han sido generalmente interpretadas como evidencia para sugerir que los “Notohippidae” (o al menos varios de sus géneros) se habrían alimentado principalmente en ambientes de pastizales abiertos. Sin embargo, como se desarrollará en la sección 7, existen otras líneas de evidencia relacionadas a la morfología del cráneo, y principalmente de la mandíbula, que podrían complementar estas observaciones y sus interpretaciones en términos adaptativos.

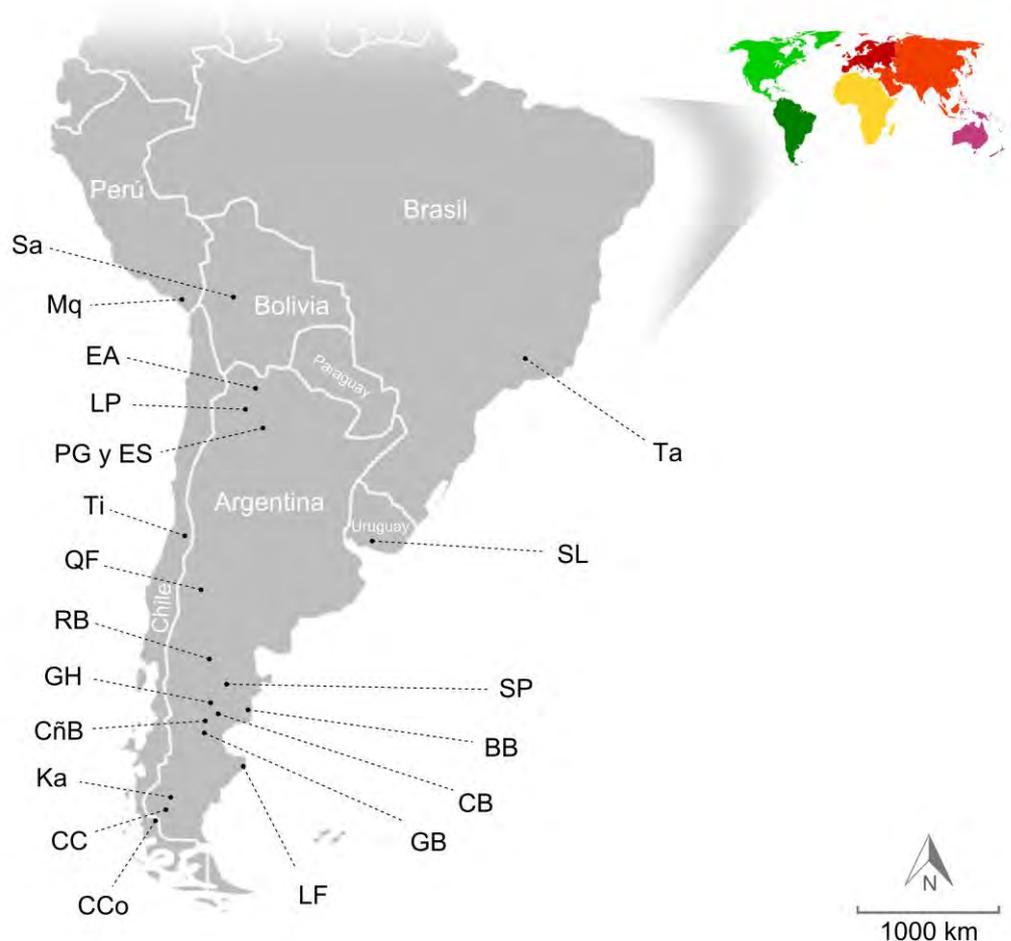


**Fig. 5:** distribución temporal aproximada de las especies consideradas “Notohippidae” de acuerdo a la definición *sensu lato* de Bond y López (1993). Las especies *Eomorphippus* n. sp. 1 y n. sp. 2, corresponden a las especies no descritas pero sí mencionadas por Wyss *et al.* (1994, 2005) y Croft *et al.* (2008). El “Notohippidae” n. gen., n. sp. corresponde a una nueva especie que se describirá en el próximo capítulo (Anatomía craneana y sistemática de los géneros predeseadenses).

### 3.2.2 – Registro fósil, contexto geológico y localidades portadoras

La región patagónica ha sido tradicionalmente considerada el foco principal de la paleontología de vertebrados en Argentina (y una de las principales regiones a nivel mundial) debido a su excepcional riqueza fosilífera. La recolección y envío al exterior de material fósil de las “pampas bonaerenses” que ya se hacía incluso a finales del siglo XVIII, dio paso rápidamente a la expansión de las fronteras expedicionarias. Sin la capacidad ni la intención de recapitular la historia profunda de la paleontología Argentina, el ya mencionado envío de material osteológico por parte del mismo Charles Darwin a Richard Owen en los primeros decenios del siglo XIX, da una idea de la relevancia histórica a nivel mundial de la región.

Sin embargo, fueron sin dudas las primeras expediciones de Santiago Roth y fundamentalmente de Carlos Ameghino de finales del siglo XIX las que marcarían el inicio de una intensa historia de exploración y prospección paleontológica sistemática que se extendería hasta nuestros días, en los que numerosos grupos de investigación mantienen regímenes de campañas anuales que incrementan constantemente el registro paleontológico de la región. Quizás por este motivo, el registro fósil de los “Notohippidae” estuvo durante mucho tiempo restringido a la Patagonia, más precisamente al centro y sureste de la provincia de Chubut y norte de la provincia de Santa Cruz. Sin embargo, y en la medida en que nuevos sitios fuera de Patagonia comenzaron a ser explorados, su registro se extendió hacia el centro de Chile, centro y norte de Argentina, Bolivia, Perú, Brasil y Uruguay, por lo que hoy podemos hablar de una distribución paleobiogeográfica de los “Notohippidae” que abarca la región centro y sur de América Latina (Fig. 6).



**Fig. 6:** ubicación geográfica de las localidades más relevantes en el contexto de los “Notohippidae”. Salla (Sa), Moquegua (Mq), El Aguilar (EA), La Poma (LP), Pampa Grande (PG) y El Simbolar (ES), Valle de Tinguiririca (Ti), Quebrada Fiera (QF), Rocas Bayas (RB), Gran Hondonada (GH), Cañadón Blanco (CñB), Karaiken (Ka), Cerro Centinela (CC), Cerro Cono (CCo), La Flecha (LF), Gran Barranca (GB), Cabeza Blanca (CB), Barrancas Blancas (BB), Scarritt Pocket (SP), cuenca del río Santa Lucía (SL), y Taubaté (Ta).

**Localidades patagónicas-** En Patagonia, el registro fósil de los “Notohippidae” está restringido casi exclusivamente a los niveles mustersenses, deseadenses (y niveles intermedios) de la Formación Sarmiento, así como a los niveles “Notohippidenses” de la Formación Santa Cruz.

La Formación Sarmiento constituye una sucesión sedimentaria continental de transporte eólico y fluvial de origen piroclástico depositado durante el período comprendido entre los 43 y 18,5 Ma (Spaletti y Mazzoni, 1977; Kay *et al.*, 1999; Madden *et al.*, 2010, Ré *et al.*, 2010). Desde el punto de vista de la sucesión faunística, esta formación permite reconocer al menos cinco Edades Mamífero (EM)

sudamericanas, desde la EM Casamayorensis hasta la EM Colhuehuapense (Fig. 5) (Pascual *et al.*, 1965, 1996; Madden *et al.*, 2005). Dunn *et al.* (2013) consideran al Vaquense y al Barranquense (propuestas por Cifelli, 1985, como subedades de la EM Casamayorensis) como Edades Mamífero propiamente dichas, y también consideran como tal a la EM Pinturensis, una asociación descripta por Kramarz *et al.* (2010).

La localidad tipo para la Formación Sarmiento es **Gran Barranca**, ubicada sobre la barranca sur del Lago Colhue-Huapi, centro-sur de Chubut. Allí pueden observarse los seis miembros reconocidos actualmente; Gran Barranca, Rosado, Puesto Almendra Inferior, Vera, Puesto Almendra Superior y Colhue-Huapi (Madden *et al.*, 2010; Dunn *et al.*, 2013). Respecto del registro de “Notohippidae” (*sensu* Bond y López, 1993), Gran Barranca es sin dudas la localidad con mayor riqueza taxonómica. Además de los géneros predeseadenses *Puelia* y *Eomorphippus* (Simpson, 1967a, López *et al.*, 2010), también se reporta la especie colhuehuapense *Argyrohippus boulei* (Patterson, 1952, inédito) y las dos especies del género *Patagonhippus* (*P. canterensis* y *P. dukei*) descriptas por López *et al.* (2010) provenientes del nivel “La Cantera” (de EM Deseadense).

Quizás de menor relevancia desde el punto de vista estratigráfico, **Cabeza Blanca** es sin embargo una localidad emblemática por ser la localidad con fauna de EM Deseadense mejor conocida de Patagonia. Está situada aproximadamente a 90 km al noroeste de Comodoro Rivadavia, Dpto. Escalante, sureste de Chubut. Su abundante registro fósil incluye numerosos taxones típicos de la EM Deseadense, no solo de notoungulados sino también de xenartros, marsupiales, litopternos, piroterios y roedores, por lo cual es considerada una de las localidades deseadenses más importantes de Argentina (Loomis, 1914; Bown *et al.*, 1993; Sciutto *et al.*, 2000). Los mejores y más completos especímenes de *Rhynchippus equinus*, *Rhynchippus pumilus* y *Eurygenium latirostris* provienen de Cabeza Blanca (Marani y Dozo, 2005, 2008), lo cual la convierte además en una localidad de excepcional importancia en el ámbito de los “Notohippidae”.

Estratigráficamente, los sedimentos continentales que afloran en Cabeza Blanca corresponden a la sección media de la Formación Sarmiento. Los niveles superiores corresponden a estratos deseadenses mientras que por debajo se observan niveles casamayorenses. Ambos paquetes sedimentarios se diferencian claramente en el perfil y pueden seguirse casi a lo largo de todo el afloramiento. Por

encima de los sedimentos continentales se asientan los niveles patagonianos (de origen marino) de la Formación Chenque (Reguero y Escribano, 1996).

Además de Gran Barranca y Cabeza Blanca, existen otras destacadas localidades del Paleógeno con niveles deseadenses y predeseadenses. Una de las más emblemáticas es **Scarritt Pocket**, descubierta durante las expediciones encabezadas por G. G. Simpson (Simpson, 1934; Chaffee, 1952). Está ubicada en el centro-sur de la provincia de Chubut y constituye una asociación faunística deseadense muy rica que incluye anfibios, marsupiales, xenartros, roedores, astrapoteros y una variedad de notoungulados, entre los que se cuentan restos del género *Rhynchippus* (Chaffee, 1952).

**La Flecha** es otra localidad muy relevante, no solo por ser portadora de restos de "Notohippidae", sino también por constituir la localidad tipo para la EM Deseadense (Wood y Patterson, 1959; Patterson y Marshall, 1978). Está ubicada en el noreste de Santa Cruz, en las proximidades de la desembocadura del río Deseado, motivo por el cual Gaudry (1906) llamó "*Étage du Deseado*" a las "capas con *Pyrotherium*" (*couches à Pyrotherium*) descriptas originalmente por Ameghino (1895) (Marshall *et al.*, 1983). De esta localidad provienen restos asignados al género *Rhynchippus*, el holotipo de *Argyrohippus praecox* y el lectotipo de *Morphippus imbricatus*.

**Barrancas Blancas**, por su parte, representa una localidad relativamente nueva (Lema, 2001). Los niveles que allí afloran corresponden, al igual que las otras localidades, a la sección media de la Formación Sarmiento. Por encima de éstos se registran niveles marinos correspondientes a la Formación Chenque, y hacia el tope, los típicos rodados patagónicos. El afloramiento se encuentra en la estancia La Argentina, a 30 km de Camarones, sureste de Chubut. Su fauna incluye xenartros (Cingulata y Phyllophaga), litopternos (Protherootheriidae) y notoungulados (Interatheriidae, "Archeohyracidae", Hegetotheriidae, "Isotemnidae", Leontiniidae y "Notohippidae"). Lo interesante de esta fauna es que se registran géneros típicos deseadenses, tinguiririquenses, e incluso mustersenses, motivo por el cual se la considera una asociación posttinguiririquense-predeseadense (Dozo *et al.*, 2014). Específicamente en relación a los "Notohippidae", algunos de los restos (muy fragmentarios) fueron asignados a *Rhynchippus pumilus*, mientras que otros solo pudieron ser reconocidos como "Notohippidae" sin llegar a una asignación más

precisa. Recientemente se han hallado restos más completos, entre ellos una probable nueva especie (ver más adelante) que junto a otros materiales están actualmente bajo estudio.

**La Gran Hondonada** corresponde a una localidad paleógena más antigua cuyo registro fósil se asocia a niveles de EM Mustersense de la Formación Sarmiento. Está ubicada en el centro-oeste de la provincia de Chubut y representa una localidad fosilífera muy diversa de la cual provienen restos del género *Puelia* (López *et al.*, 2010), el representante más antiguo de los “Notohippidae” *sensu* Bond y López (1993). Además de *Puelia* y de otros géneros tanto de Toxodontia como de Typotheria, la fauna de la Gran Hondonada está integrada por otros grupos de ungulados nativos de América del Sur, xenartros, “reptiles”, aves y marsupiales (Cladera *et al.*, 2004).

**Rocas Bayas** representa otra localidad patagónica con una interesante fauna de mamíferos. Situada en el Dpto. 25 de Mayo, Río Negro, no ha sido asignada formalmente a ninguna unidad formacional (Bond *et al.*, 1997). Su registro faunístico incluye marsupiales, xenartros, astrapoterios y notoungulados (Notostylopidae, Interatheriidae, “Archaeohyracidae”, Mesotheriidae, “Isotemnidae” y “Notohippidae”). Entre estos últimos se mencionaron restos asignados con dudas *Puelia*. Originalmente fue considerada una localidad deseadense, pero comparaciones faunísticas posteriores indicarían una edad postmustersense-predeseadense.

La última localidad paleógena que se mencionará es **Cañadón Blanco**, localidad de la cual provienen, entre otros, restos de “Notohippidae” asignados a *Eomorphippus* colectados por Santiago Roth. Lamentablemente los datos brindados por Roth respecto de su ubicación geográfica fueron escasos, pero se supone que se trataría de afloramientos al noroeste de Laguna Palacios, Dpto. Paso de Indios, Chubut (Reguero, 1999). Su fauna indica una edad Tinguiririquense (Oligoceno temprano) (Reguero, 1999; Reguero *et al.*, 2003a; Cerdeño *et al.*, 2010).

En cuanto a localidades del Neógeno, es importante mencionar aquellas en las que se registra la presencia del género *Notohippus*, tanto en el suroeste de la provincia de Santa Cruz (Argentina) como en el sur de Chile. En cercanías de Lago Argentino (Santa Cruz), existen al menos dos localidades, **Karaiken** y **Cerro Centinela**, en las cuales se menciona la presencia de este género. Karaiken constituye la localidad de procedencia de los primeros restos de *Notohippus toxodontoides*, a

partir de los cuales Ameghino (1900-1902) definió el “piso notohippidense” (*étage Notohippidien*). En cuanto a Cerro Centinela, Ribeiro y Bond (1999) reportaron restos asignados a esta especie que provienen de esta localidad. En ambos casos, el material fue hallado en niveles continentales de la Formación Santa Cruz (Furque y Camacho, 1972) depositados por encima de los niveles marinos patagonianos (Marshall y Pascual, 1977). Aunque es común hablar de “fauna” o “piso notohippidense”, se trataría de una asociación basal de EM Santacrucense (Mioceno temprano) y no de una fauna presantacrucense como originalmente planteara Ameghino (Feruglio, 1949; Pascual y Odreman Rivas, 1971; Marshall y Pascual, 1977; Pascual *et al.*, 1996, 2002).

En cuanto a la Región Magallanes (sur de Chile), Bostelmann *et al.* (2013) también mencionaron la presencia de restos de “Notohippidae” (aff. *Notohippus toxodontoides*). El material fósil proviene de niveles colhuehuapenses y santacrucenses de la Formación Santa Cruz aflorantes en **Cerro Cono**, al sur de la localidad Cerro Centinela. Además de “Notohippidae”, la fauna asociada a esta localidad incluye otros géneros de notoungulados (*Nesodon* y *Adinotherium*), astrapoteros, litopternos, xenartros y roedores.

**Localidades extrapatagónicas**– Además de las localidades del sur de Argentina y Chile, existen una serie de yacimientos fuera de Patagonia que han incrementado notablemente el registro fósil de la familia en América del Sur. Algunas de ellas han ampliado la distribución de especies ya conocidas, mientras que en otros casos se han reportado nuevos géneros y especies, ampliando la riqueza taxonómica del grupo. En el oeste de América del Sur, sobre la región cordillerana y precordillerana, se encuentran las localidades de Quebrada Fiera (oeste de Argentina), Tinguiririca (Chile, VI Región), Pampa Grande, El Simbolar, La Poma y El Aguilar (norte de Argentina), Salla (oeste de Bolivia) y Moquegua (sur de Perú).

**Quebrada Fiera** está ubicada en la provincia de Mendoza, al sur de El Zampal, Dpto. Malargüe. La asociación faunística hallada en esta localidad incluye aves, marsupiales, xenartros, piroterios y notoungulados. Entre estos últimos, se destacan los materiales asignados al recientemente descrito Leontiniidae *Gualta cuyana* (Cerdeño y Vera, 2014b) y al “Notohippidae” *Mendozahippus fierensis* (Cerdeño y Vera, 2010, 2014a) cuyos restos provienen de los niveles deseadenses de la Formación Agua de la Piedra que allí aflora (Cerdeño y Vera, 2010).

La fauna de **Tinguiririca** corresponde a una asociación predeseadense definida a partir de la fauna proveniente de una serie de localidades ubicadas en el valle del río Tinguiririca, en cercanías de Termas del Flaco, Chile central, aproximadamente a 7 km del límite con Argentina (Flynn *et al.*, 2003). Los niveles portadores, correspondientes a niveles de la Formación Abanico, fueron datados en promedio en 31,5 Ma (Flynn *et al.*, 2003). Si bien la asociación incluye marsupiales, xenartros, roedores, astrapoterios y litopternos, se caracteriza especialmente por una amplia variedad de notoungulados, entre ellos restos asignados a *Eomorphippus* (*Eomorphippus* cf. *E. pascuali* y *Eomorphippus* n. sp) y a dos especies nuevas que solo han sido mencionadas pero no descriptas (Wyss *et al.*, 1994; Flynn *et al.*, 2003; Wyss *et al.*, 2005; Croft *et al.*, 2008).

Respecto de las localidades del norte de Argentina, Bond y López (1993) describieron un nuevo género y especie para la familia (*Pampahippus arenalesi*) a partir de restos provenientes de la localidad **Pampa Grande** (Dpto. Guachipas, sur de Salta) y de afloramientos en cercanías del río Pisungo, Dpto. El Aguilar, región centro de la provincia de Jujuy. En particular, estos fósiles fueron hallados en niveles casamayorenses (Eoceno medio) de la Formación Lumbrera, aunque de acuerdo a Babot *et al.* (2002), es necesaria una revisión integral del registro fósil y edad de todo el Subgrupo Santa Bárbara. Además de *Pampahippus*, provienen de Pampa Grande una amplia variedad de restos de vertebrados (otros mamíferos, “peces”, “reptiles” y aves) (Pascual *et al.*, 1981; Vucetich y Bond, 1982, Babot *et al.*, 2002).

Por su parte, **El Simbolar** y **La Poma** constituyen otras dos localidades de gran importancia en la región. La primera se ubica muy próxima a Pampa Grande, y de allí provienen los restos de *Pampahippus secundus* (Deraco y García-López, 2015). Los sedimentos aflorantes corresponden, al igual que en Pampa Grande, a la Formación Lumbrera inferior (Eoceno medio-temprano). Respecto de La Poma (localidad ubicada aproximadamente a 80 km al oeste de la ciudad de Salta) los restos fósiles fueron hallados en niveles correspondientes a la Formación Quebrada de los Colorados, a 38 m de la base del afloramiento en Cerro Bayo (Eoceno medio-tardío). De estos niveles proviene el único espécimen publicado de la recientemente descripta especie *Pampahippus powelli* (García-López *et al.*, 2017b).

Los afloramientos en cercanías de la localidad de **Salla**, Dpto. La Paz, Bolivia, corresponden, al igual que Quebrada Fiera, a niveles de EM Deseadense (Villarroel y

Marshall, 1982; MacFadden *et al.*, 1985). La asociación faunística de dicha localidad incluye marsupiales, xenartros, primates, roedores, litopternos y una gran variedad de notoungulados (MacFadden *et al.*, 1985), entre estos últimos, restos asignados a *Rhynchippus* y a dos especies descritas por Shockey (1997); *Eurygenium pacegnum* y *Pascualhippus boliviensis*.

En el caso de **Moquegua**, se trata de una localidad situada en el extremo sur de Perú, cuyos afloramientos corresponden a la Formación Moquegua Superior (EM Deseadense). Su registro faunístico incluye aves (Phorusrhacidae?), mesotéridos, macrauquénidos, proterotéridos y notohípidos (Shockey *et al.*, 2009). Estos últimos provienen específicamente del Cerro Pan de Azúcar, y se trata de restos mandibulares que justificaron la proposición de un nuevo género y especie; *Moqueguahippus glycisma* (Shockey *et al.*, 2006). Posteriormente se reportaron nuevos restos (fragmentos de paladar con algunas piezas de la dentición superior y elementos postcraneanos) que fueron asignados a la misma especie (Shockey *et al.*, 2009).

Finalmente, se mencionarán una serie de afloramientos con niveles portadores de restos de “Notohippidae” ubicados en el suroeste de Uruguay y sureste de Brasil. En el caso de Uruguay, se han registrado restos identificados como “Notohippinae” en niveles deseadenses de la Formación Fray Bentos, en la **Cuenca del Río Santa Lucía** (Ubilla *et al.*, 1999; Ubilla, 2004). Sin embargo, no hay mayores precisiones estratigráficas o taxonómicas referidas a estos registros en la bibliografía. Además de “Notohippidae”, también se registran otros notoungulados (leontínidos, isotemnidos, hegetotéridos, interatéridos) marsupiales, roedores y xenartros (Ubilla *et al.*, 1999, Reguero *et al.*, 2003b, Ubilla, 2004; Bostelmann *et al.*, 2011).

Con respecto a los afloramientos del sureste de Brasil, se destacan aquellos referidos a la Formación Tremembé (Grupo Taubaté, Oligoceno tardío) en cercanías de la cantera Fazenda Santa Fe, 13 km al norte de la ciudad de Taubaté, estado de Sao Paulo (Lima *et al.*, 1985; Soria y Alvarenga, 1989; Ribeiro, 1994; Melo *et al.*, 2007). Esta localidad es de gran importancia en el ámbito de los “Notohippidae” puesto que de allí provienen los restos de *Rhynchippus brasiliensis* (Soria y Alvarenga, 1989), especie cuya morfología resulta prácticamente indiferenciable de *R. equinus* excepto por su menor talla. Además de *R. brasiliensis*, también se registran en estos niveles restos de otros notoungulados (leontínidos), astrapoteros, litopternos, marsupiales,

roedores y xenartros, así como “peces”, “reptiles”, aves y una variada fauna de invertebrados (Ribeiro, 1994 y bibliografía allí citada).

### 3.3 –Objetivos, hipótesis y estructura general de la tesis

#### 3.3.1 – Objetivos

En función del marco teórico introductorio y de los interrogantes que de allí se desprenden, se planteó un objetivo general enfatizando el fin último de construcción colectiva del conocimiento, y cuatro objetivos específicos fuertemente enfocados en los ejes que estructuraron el trabajo (sistemático-filogenético y paleobiológico-ecomorfológico).

**Objetivo general:** contribuir al conocimiento de la historia evolutiva de los “Notohippidae” desde una perspectiva integradora, a través de la proposición de hipótesis filogenéticas alternativas e inferencias paleobiológicas complementarias. Idealmente, estos aspectos brindarán información acerca de la estructura de las paleocomunidades y paleoambientes de Patagonia y de América del Sur (en particular durante la transición Paleógeno-Neógeno) y contribuirán al conocimiento de los principales patrones de evolución de los mamíferos de América del Sur durante el Cenozoico.

#### **Objetivos particulares:**

- Determinar y describir los especímenes de “Notohippidae” provenientes de las nuevas colecciones realizadas en el contexto del Laboratorio de Paleontología del Instituto Patagónico de Geología y Paleontología (CCT CONICET-CENPAT), y realizar una revisión general del registro fósil histórico del grupo.
- Evaluar las relaciones evolutivas de los “Notohippidae” en el contexto de los Toxodontia, (en particular con las familias “Isotemnidae”, Leontiniidae y Toxodontidae) a fin de obtener hipótesis filogenéticas que sugieran o desestimen la validez del grupo como clado.

- Evaluar las relaciones evolutivas entre los diferentes géneros dentro de los “Notohippidae” en búsqueda de hipótesis filogenéticas que sugieran o desestimen la monofilia de los agrupamientos subfamiliares tradicionales “Notohippinae” y “Rhynchippinae”.
- Evaluar posibles tipos de alimentación y estimar la masa corporal de los “Notohippidae” (de algunos de sus representantes) a partir de metodologías aplicadas en otros ungulados nativos de América del Sur basadas en el planteo de analogías funcionales con ungulados actuales. Idealmente, la aproximación permitirá discutir tipos probables de herbivoría y contrastar estimaciones de masa corporal, siendo éstos dos aspectos básicos en la inferencia paleobiológica y de potencial utilidad para análisis más complejos en el campo de la ecomorfología.

### 3.3.2 – Hipótesis

Aún tratándose de una tesis eminentemente descriptiva, el marco teórico introductorio y los objetivos fijados promovieron el planteo de las dos hipótesis que estructuraron el resto de la tesis.

La primera de ellas se encuadra en el eje sistemático-filogenético. Si bien los análisis filogenéticos tienen una base exploratoria, sin la posibilidad de identificar más de una variable y de hipotetizar acerca de su relación, bajo una definición más amplia de hipótesis es posible esperar determinados patrones de agrupamiento a partir de los análisis filogenéticos previos mencionados en los antecedentes. En este contexto, la primera de las hipótesis se plantea en los siguientes términos: *los “Notohippidae” (sensu Bond y López, 1993) constituyen un agrupamiento que no refleja relaciones de ancestralidad común, y por lo tanto no es válido desde el punto de vista de la sistemática filogenética o cladística.*

La segunda hipótesis se encuadra en el que se define como el eje paleobiológico-ecomorfológico, y se formula de la siguiente manera: *la gran altura relativa de las coronas y la robustez mandibular de los “Notohippidae” deseadenses y postdeseadenses, responden a un tipo de alimentación abrasiva asociada a una gran proporción de pasturas como parte de su dieta.*

### 3.3.3 – Estructura general de la tesis

A continuación se describe brevemente la estructura que se ha pretendido dar al manuscrito, con la intención de facilitar el abordaje de su lectura. A la presente introducción general, le seguirán las secciones 4, 5 y 6, en las que se brindará una descripción detallada de los taxones predeseadenses (4) y deseadenses y postdeseadenses (5), para dar paso luego al análisis filogenético (6). La sección 4 incluye un apartado específico (Materiales y métodos) en el que se mencionan los especímenes considerados y el abordaje descriptivo, mientras que en la sección 5 se especifica la metodología descriptiva complementaria correspondiente al empleo de análisis por tomografía. Por su parte, la sección 6 tiene su propia estructura interna dada por una introducción, un apartado de materiales y métodos, resultados, discusión y conclusiones parciales (no necesariamente bajo estos títulos). En conjunto, las secciones 4, 5 y 6 responden a los objetivos 1, 2 y 3, que serán abordados a partir de la hipótesis 1.

La sección 7, en cambio, responde específicamente al cuarto objetivo, abordado a partir de la segunda hipótesis de trabajo. Al igual que la sección 6, y dada la especificidad del campo de estudio, esta sección también incluye una introducción particular, un apartado metodológico, resultados, discusión y conclusiones parciales. Finalmente, la sección 8 pretende dar un cierre integrador, retomando los principales conceptos de cada una de las secciones previas y destacando las perspectivas a futuro.

Además de la bibliografía (sección 9), se incluye un extenso apartado de apéndices (10) con información adicional asociada al desarrollo del resto de las secciones (tablas, salidas de *software*, resultados complementarios, etc.) que por su extensión o formato, resultan difíciles de incorporar de otra manera. Finalmente (11) se incluye la copia de un artículo derivado de esta tesis (en su formato e idioma original), también a modo de información complementaria.

## 4: ANATOMÍA CRANEANA Y SISTEMÁTICA DE LOS GÉNEROS PREDESEADENSES

Como se mencionó en la sección 3.3.3, las secciones 4 y 5 brindan el contexto sistemático de partida y una detallada descripción anatómica de los taxones considerados “Notohippidae” en base a la definición extensional propuesta por Bond y López (1993). Esto implica la inclusión *a priori* de los géneros *Pampahippus*, *Plexotemnus*, *Puelia* y *Eomorphippus* (predeseadenses), los cuales serán abordados conjuntamente en este capítulo. También se describirá en este capítulo el espécimen MPEF PV 2578 (“Notohippidae” n. gen., n. sp.) proveniente de la localidad Barrancas Blancas (sureste de Chubut), cuya asociación faunística sugiere una EM predeseadense (Dozo *et al.*, 2014).

### 4.1 – Materiales y método descriptivo

#### 4.1.1 - Registro fósil y especímenes considerados

El registro de los “Notohippidae” está constituido por material fósil muy dispar en términos de preservación y conservación. Algunos taxones se conocen a partir de especímenes fragmentarios (dientes sueltos o fragmentos de maxilar y mandíbula con algunas piezas dentarias), otros a partir de materiales con regiones más completas (mandíbulas que conservan gran parte de la serie dentaria y paladares con gran parte de la dentición y el rostro), y finalmente otros representados por materiales excepcionalmente preservados y casi íntegros (cráneos y mandíbulas completas con toda la dentición). Los especímenes que no fueron asignados a nivel específico (y por lo tanto no se mencionan en apartado “especímenes incluidos” de cada especie) se muestran en el apéndice 10.1. Dicho listado (y el provisto para cada especie) no solo incluye materiales examinados de primera mano, sino también aquellos mencionados y debidamente registrados en la bibliografía.

#### 4.1.2 - Criterios de zonificación, medidas y terminología empleada

Para las descripciones anatómicas, y en base al criterio de zonificación empleado por Wible *et al.* (2004), se dividió el conjunto cráneo-mandíbula en seis regiones; (1) región nasofacial y neurocraneana dorsal, (2) región palatal y dentición superior, (3) mandíbula y dentición inferior, (4) región orbitotemporal, (5) basicráneo y región auditiva, y (6) región occipital. Nótese que a diferencia de Wible *et al.* (2004), aquí se describe la morfología de la dentición superior e inferior como parte de la región palatal y mandibular respectivamente. Por otra parte, Wible *et al.* (2004) describieron la morfología de los parietales como parte de la región orbitotemporal, mientras que aquí se los incluye dentro de la región nasofacial y neurocraneana dorsal, siguiendo la sucesión de elementos craneanos dorsales dada por los nasales, frontales y parietales.

Aquellos taxones cuya descripción original requirió una revisión profunda o cuyos recientes hallazgos brindaron información inédita, fueron redescritos *in extenso*. En el caso de nuevos taxones descritos recientemente (ej. *Mendozahippus*, *Pampahippus*, *Patagonhippus*) se complementó y adaptó su descripción original siguiendo el formato general planteado en esta tesis. Respecto de la terminología, las estructuras anatómicas fueron referidas de acuerdo a la Nomenclatura Anatómica Veterinaria (NAV, 5ª ed., 2012). En la mayoría de los casos se emplearon los términos en castellano derivados del latín, aunque se mantuvo el idioma original en caso de ser más comúnmente utilizado en la bibliografía específica. Aquellas estructuras propias de los Notoungulata o restringidas a un área determinada no alcanzada por la NAV, fueron referidas de acuerdo a la terminología empleada en publicaciones de relevancia en la temática (Patterson, 1936; Novacek, 1986; Wible, 1987; Gabbert, 2004; Wible y Gaudin, 2004; Mead y Fordyce, 2009; MacPhee, 2014).

Respecto de la terminología dentaria, se siguió (en líneas generales) la terminología empleada por Madden (1990), recurriendo a Thenius (1989) y Billet (2011) en casos puntuales que se mencionarán en el texto. Una dificultad extra se presentó al momento de describir la morfología oclusal de los géneros más antiguos, cuya dentición inferior muestra una condición particular que podría definirse como "buno-lofodonte". Intentando minimizar la inevitable subjetividad a la hora de establecer límites taxativos en un contexto de variación morfológica gradual, las

estructuras han sido referidas como cúspides (protocono/ido, paracono/ido, etc.) cuando fue posible distinguir una estructura “bunoide” típica o cuando, a pesar del desgaste del esmalte (y la aparición de la dentina en el centro), hayan mantenido un contorno aproximadamente circular o elíptico en vista oclusal que permitiera establecer dicha homología. En el caso de los taxones lofodontes (en los cuales las cúspides se fusionan o conectan constituyen lofos), los límites y homologías resultaron más difíciles de establecer, por lo que se siguió un criterio posicional tomando como referencia a los autores antes mencionados.

Para la determinación de las medidas craneanas y dentarias también se siguió a Madden (1990). En algunos casos se emplearon las medidas y denominaciones de manera estricta y de acuerdo a la definición original del autor, mientras que en otros casos se redefinieron parcialmente (Tabla 1 y Figs. 7 y 8). Los valores de las medidas se obtuvieron mediante el uso de calibre sobre el material original, digitalmente mediante el módulo de medidas del software 3D Slicer v3.6.3, o a partir de fotografías cuidadosamente escaladas y controlando los planos mediante el software ImageJ v1.49.

**Tabla 1:** medidas craneanas, mandibulares y dentarias

Medidas craneanas

**1:** Largo total (desde el prostion al acrocraneon)

**2:** largo de los nasales

**3:** ancho facial

**4:** ancho interorbital a nivel del extremo anterior del anillo orbital

**5:** ancho máximo frontal

**6:** ancho bicigomático

**7:** ancho del neurocráneo a la altura de la constricción postorbital

**8:** distancia I1-M3 medida en paralelo a la línea media

**9:** largo del paladar

**10:** largo del basicráneo

**11:** ancho del morro a la altura del extremo posterior del alveolo del I3

**12:** largo de la serie premolar

**13:** largo de la serie molar

**14:** ancho del paladar a la altura del extremo distal del alveolo del P1

**15:** ancho del paladar a la altura del extremo distal del alveolo del P4

**16:** ancho del paladar a la altura del extremo distal del alveolo del M3

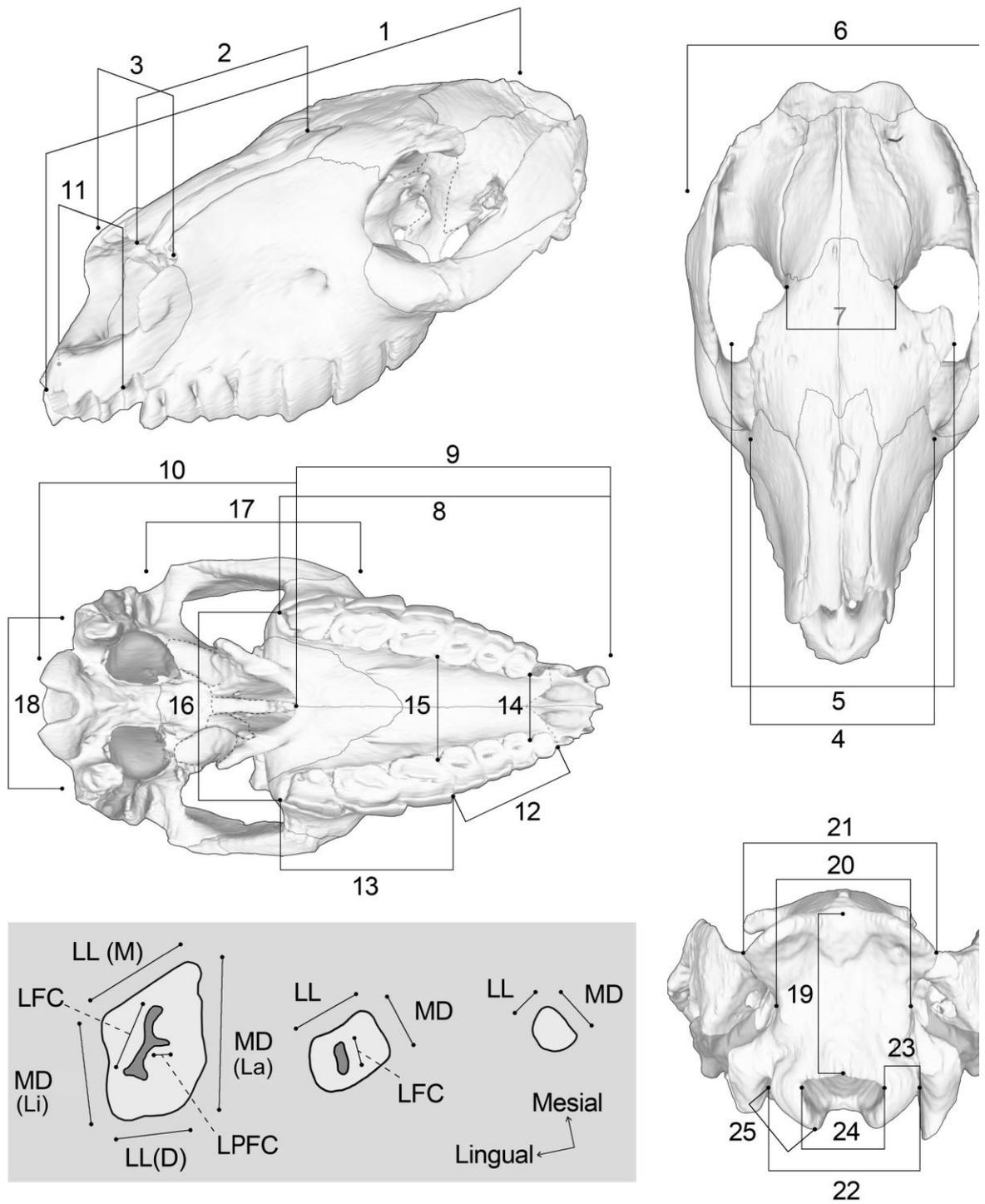
**17:** largo del arco cigomático

**18:** ancho occipital a nivel de la base de los procesos paraoccipitales

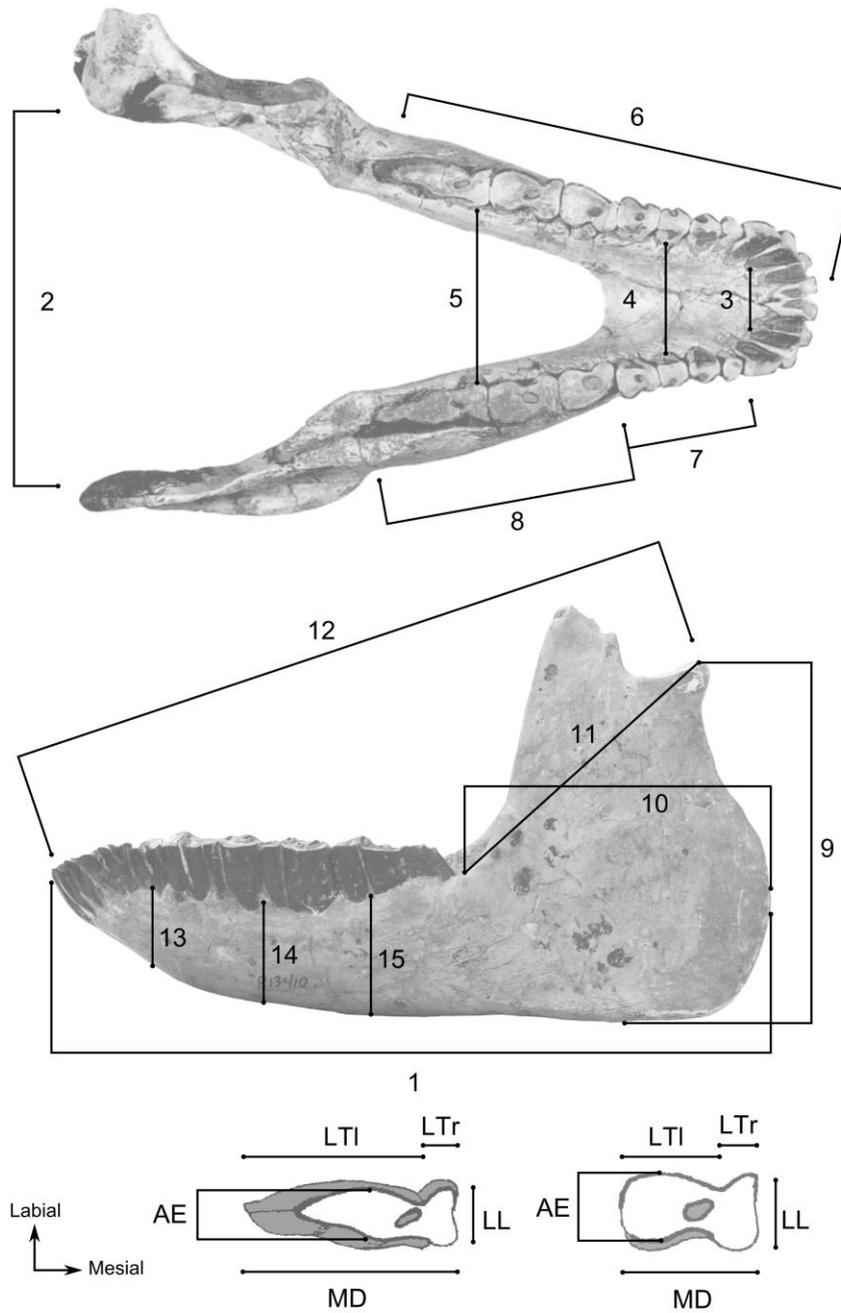
**19:** altura occipital

**20:** ancho supraoccipital mínimo

<b>21:</b> ancho supraoccipital máximo
<b>22:</b> ancho intercondilar
<b>23:</b> ancho del cóndilo occipital
<b>24:</b> ancho máximo del foramen magnum
<b>25:</b> diámetro máximo del cóndilo occipital
<b>Medidas de la dentición superior</b>
<b>LL:</b> diámetro labio lingual
<b>LL (M):</b> Diámetro labio-lingual (medido sobre la cara mesial)
<b>LL (D):</b> Diámetro labio-lingual (medido sobre la cara distal)
<b>MD:</b> diámetro mesio-distal
<b>MD (La):</b> diámetro mesio-distal (medido sobre la cara labial)
<b>MD (Li):</b> diámetro mesio-distal (medido sobre la cara lingual)
<b>LFC:</b> largo de la fosa central
<b>LPFC:</b> largo de la proyección labial de la fosa central
<b>Medidas mandibulares</b>
<b>1:</b> largo total
<b>2:</b> amplitud intercondilar
<b>3:</b> ancho a nivel del extremo distal de los alveolos del i3
<b>4:</b> ancho mandibular medido desde el borde lingual del alveolo del p3
<b>5:</b> ancho mandibular medido desde el borde lingual paralofa del m3
<b>6:</b> largo de la serie dentaria
<b>7:</b> largo de la serie premolar
<b>8:</b> largo de la serie molar
<b>9:</b> altura de la rama ascendente
<b>10:</b> amplitud de la rama ascendente
<b>11:</b> distancia cóndilo mandibular-m3
<b>12:</b> distancia cóndilo mandibular-i1
<b>13:</b> profundidad mandibular a la altura del p3
<b>14:</b> profundidad mandibular a la altura del extremo mesial del m2
<b>15:</b> profundidad mandibular a la altura del hipofléxido del m3
<b>Medidas de la dentición inferior</b>
<b>MD:</b> diámetro mesio-distal
<b>LL:</b> diámetro labio-lingual
<b>LTr:</b> diámetro mesio-distal del trigónido medido sobre la cara labial
<b>LTI:</b> diámetro mesio-distal del talónido medido sobre la cara labial
<b>AE:</b> diámetro labio-lingual a nivel del entolofido o entocónido
<b>Tabla 1:</b> listado de medidas craneanas, mandibulares y dentarias, las cuales se muestran esquemáticamente en las figuras 7 y 8.



**Fig. 7:** esquema de medidas craneanas y de la dentición superior.



**Fig. 8:** esquema de medidas mandibulares y de la dentición inferior. Mandíbula en vista oclusal y esquemas de los dientes tomados y editados de Shockey (1997). Fotografía de la mandíbula en vista lateral, B.J. Shockey.

## 4.2 –Sistemática paleontológica

MAMMALIA Linnaeus, 1758

LAURASIATHERIA Waddell *et al.*, 1999

PANPERISSODACTYLA Welker *et al.*, 2015

NOTOUNGULATA Roth, 1903

TOXODONTIA Owen, 1853

“NOTOHIPPIDAE” Ameghino, 1894<sup>1</sup> (*sensu* Bond y López, 1993)

### 4.2.1 – *Pampahippus* Bond y López, 1993

**Especie tipo:** *Pampahippus arenalesi* Bond y López, 1993

**Taxones incluidos:** *Pampahippus arenalesi* Bond y López, 1993, *Pampahippus secundus* Deraco y García-López, 2015, y *Pampahippus powelli* García-López *et al.*, 2017b.

**Distribución geográfica y estratigráfica:** centro y sur de Salta y este de Jujuy. Niveles asignados a la EM Casamayorensis de la Formación Lumbreira, Grupo Salta, y Formación Quebrada de los Colorados, Grupo Payogastilla (Bond y López, 1993; Deraco y García-López, 2015; García-López *et al.*, 2017b). El género fue mencionado también para niveles de EM Mustersense de la Formación Geste, Antofagasta de la Sierra, Catamarca (López, 1997) a partir de un p3 aislado considerado cf. *Pampahippus*.

**Diagnos revisada-** El género se distingue por la siguiente combinación de caracteres: (1) dentición braquiodonte, completa y cerrada, (2) caninos incisiviformes, (3) protocono bunoide (Bond y López, 1993) en premolares superiores, aunque se conecta con el metalofo a través de un postprotofo en estados avanzados de desgaste (Deraco y García-López [2015] lo describen como protofo interrumpido), (4) parastilo bien marcado en premolares y molares por delante de la “columna del paracono” (*paracone ridge*) similar a lo descrito para *Plexotemnus*, *Puelia* y *Eomorphippus* (ver más adelante), (5) cingulo distal en premolares

---

<sup>1</sup> Si bien el nombre del taxón (Notohippidae) se mencionó por primera vez en el año 1894 (*Enumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie* [Ameghino, 1894]), fue en el año 1895 (*Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à Pyrotherium* [Ameghino, 1895]) cuando se publicó por primera vez una breve descripción exponiendo algunos de los caracteres que definieron a la nueva familia.

superiores extendido mesiolingualmente hasta alcanzar el extremo distal de la base del protocono, (6) número de crestas reducido en comparación con *Plexotemnus*, (7) cingúlido lingual en incisivos inferiores, (8) cúspide accesoria en posición mesiolingual respecto del metalófido (paracónido de acuerdo a Bond y López [1993]), (9) entocónido bunoiide en premolares y/o molares inferiores, el cual puede conectarse con el hipolófido a través de una crístida o incluso constituir un entolófido en estados avanzados de desgaste, característica compartida con algunos "Isotemnidae" (ej. *Isotemnus*, *Periphragmis*, *Pleurostylodon*, *Thomashuxleya*).

*PAMPAHIPPIUS ARENALESI* Bond y López, 1993

**Holotipo:** PVL 4192 (cráneo completo pero deformado con I2-M3 derechos y P1-M3 izquierdos, mandíbula incompleta y deformada con incisivos y caninos muy deteriorados, p2-m2 izquierdos y p3-m3 derechos, y numerosos fragmentos postcraneanos de pelvis, miembros anteriores y posteriores de un individuo joven).

**Especímenes incluidos:** MLP 78-V-6-9 (porción posterior de cráneo con región occipital y auditiva relativamente bien conservada, y fragmento de maxilar derecho con M2-3, este último en erupción), MLP 80-X-1-1 (mandíbula casi completa con incisivos y caninos rotos [algunos sueltos] p2, m2-3 izquierdos incompletos, p2-m3 derechos), MLP 83-X-27-5 (fragmento mandibular con la dentición muy deteriorada, excepto por el p4 y m2 derechos) y MLP 77-V-3-5 (mandíbula sin ramas ascendentes con p3-m3 izquierdos y derechos, y fragmentos de molariformes aislados) . Este último fue asignado solo a nivel genérico por Bond y López (1993). Sin embargo, en base a la comparación con el holotipo y a ciertos elementos que se mencionarán en la descripción, es considerado aquí como *P. arenalesi*.

**Procedencia geográfica:** PVL 4192, MLP 78-V-6-9 y MLP 77-V-3-5 provienen de Pampa Grande, Dpto. Guachipas, Salta, Argentina. MLP 80-X-1-1 y MLP 83-X-27-5 provienen del Dpto. El Aguilar, Jujuy, Argentina (Bond y López, 1993).

**Procedencia stratigráfica:** Formación Lumbrera (Eoceno medio-temprano) (Bond y López, 1993; Del Papa *et al.*, 2002), referida como Formación Lumbrera Inferior por Del Papa *et al.* (2013).

**Diagnosis revisada-** La especie se reconoce por la siguiente combinación de caracteres: (1) tamaño similar a *Eomorphippus obscurus* y claramente mayor que *P.*

*secundus*, (2) dentición braquiodonte, (3) incisivos superiores alargados mesiodistalmente y sin cíngulo lingual, (4) premolares y molares superiores de estructura similar a *Plexotemnus complicatissimus*, aunque el patrón de crestas múltiples del ectolofa es apenas insinuado, (5) premolares y molares superiores con un bajo cíngulo labial continuo, a veces interrumpido a nivel de la cresta del paracono, (6) P2-P4 subrectangulares, con el protocono prominente y bunoides, y un paracónulo en posición mesial respecto de la fosa central, la cual está abierta mesialmente, (7) M1 y M2 con un protocono prominente conectado mesiolabialmente con el paralofa constituyendo un lofo oblicuo, más desarrollado en el M2, (8) cíngulo mesiolingual del M1 restringido al margen mesial de la base del protolofa, a diferencia de *P. secundus* en la que el cíngulo rodea toda la base del protolofa, (9) hipocono<sup>2</sup> y metacono conectados conformando un delgado metalofa transversal entre la fosa central y el cíngulo distal en M1 y M2, (10) cíngulo distal en M1 y M2, (11) M3 de aspecto triangular, con el hipocono muy reducido en comparación con el M1 y M2, (12) parastilo menos marcado que en *P. secundus*, (13) incisivos inferiores con un suave cingúlido lingual y una cresta longitudinal, (14) p3-m3 con entocónido bunoides, a veces conectado con el hipolófidio mediante una crístida producto del desgaste, o incluso constituyendo un entolófidio, (15) m1-2 con trigónido corto, una crístida lingual que se proyecta a partir del protolófidio y la cúspide accesoria por delante del metalófidio característica del género, (16) cingúlido labial en premolares y molares inferiores (muy notorio en algunos especímenes), y (17) talónido del m3 más alargado producto del mayor desarrollo del hipolófidio por detrás del entolófidio.

## Descripción

La descripción está basada en los especímenes PVL 4192 (cráneo y mandíbula) y MLP 77-V-3-5 (hemimandíbulas articuladas sin la rama ascendente) (Figs. 9 y 10). Este último fue considerado por Bond y López (1993) como *Pampahippus* sp. (sin asignación específica) por presentar las siguientes diferencias con el holotipo: (1) mayor tamaño y robustez de la mandíbula, (2) p3 y p4 con un ectofléxido más

---

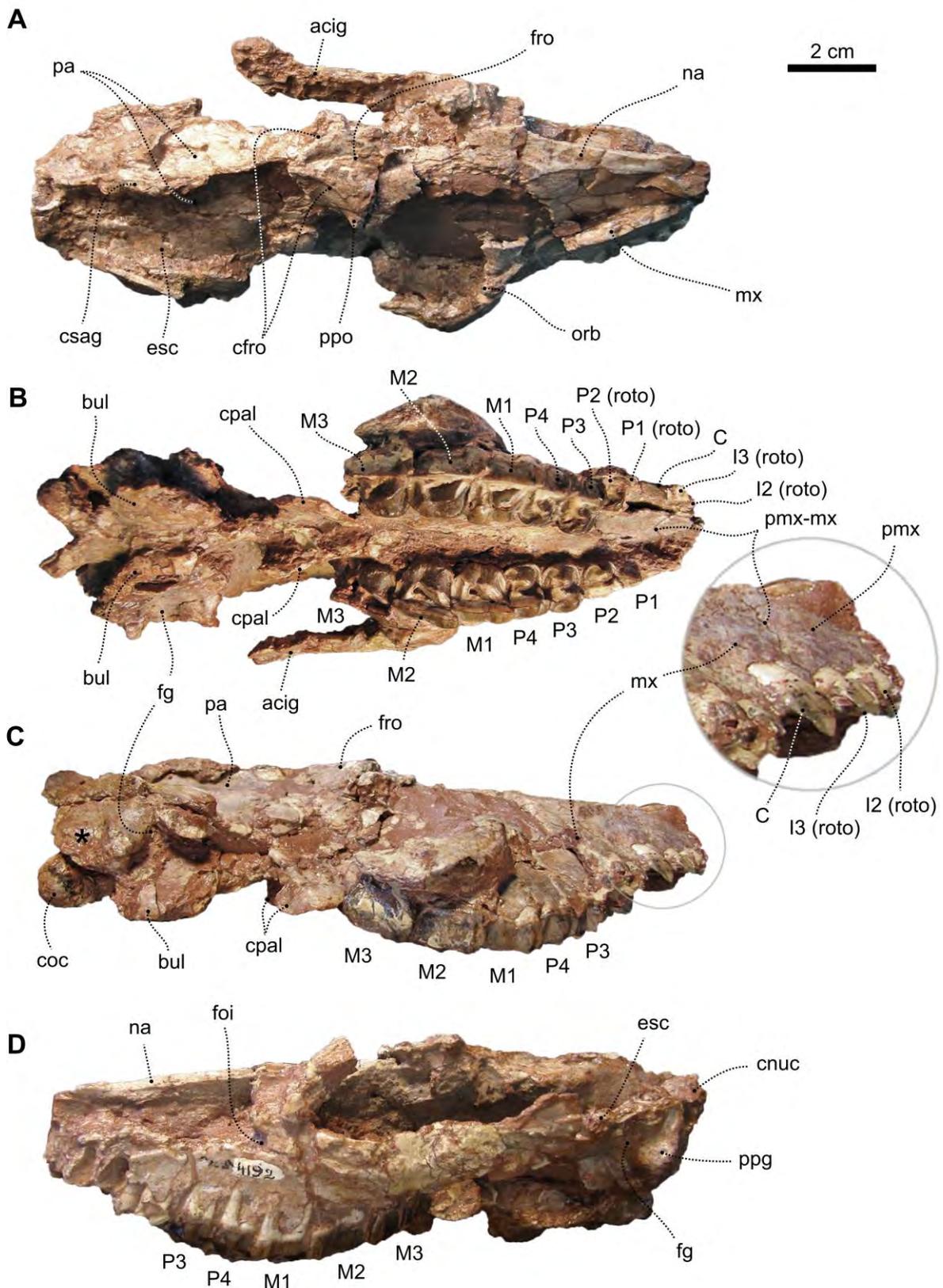
<sup>2</sup> El término “hipocono” (o hipolofa según corresponda) se emplea simplemente para hacer referencia a la presencia de una cúspide o lofo disto-lingual en los molares superiores. La discusión acerca de si se trata de un verdadero hipocono (derivado del cíngulo distal) o un “pseudo-hipocono” constituye un tema de debate en el ámbito de los Notoungulata que excede los objetivos de esta tesis.

penetrante (acá referido como hipofléxido) y precedido por un reborde marcado, (3) paracónido más reducido en m2 y m3, coalescente con el metacónido, y (4) cingúlido mesiolingual en continuidad con el paralófidio (aquí referido como paracrístida, pero consideradas estructuras homólogas). Si bien se trata de observaciones que se verifican en el espécimen, MLP 77-V-3-5 satisface la diagnosis de la especie, y por lo tanto es considerada aquí como *P. arenalesi*. Lamentablemente los especímenes MLP 78-V-6-9, MLP 80-X-1-1 y MLP 83-X-27-5 no pudieron ser ubicados en la colección, por lo cual solo contribuyeron a la descripción a partir de lo mencionado por Bond y López (1993).

### Región nasofacial y neurocraneana dorsal

El espécimen PVL 4192 está bastante completo, excepto por el arco cigomático derecho y parte del izquierdo, como puede apreciarse en la figura 9. Lamentablemente está comprimido dorsolateralmente y muy fracturado, por lo que sus proporciones generales están distorsionadas y muchas de las medidas no pudieron ser tomadas. Afortunadamente conserva gran parte de su dentición superior e inferior en muy buen estado.

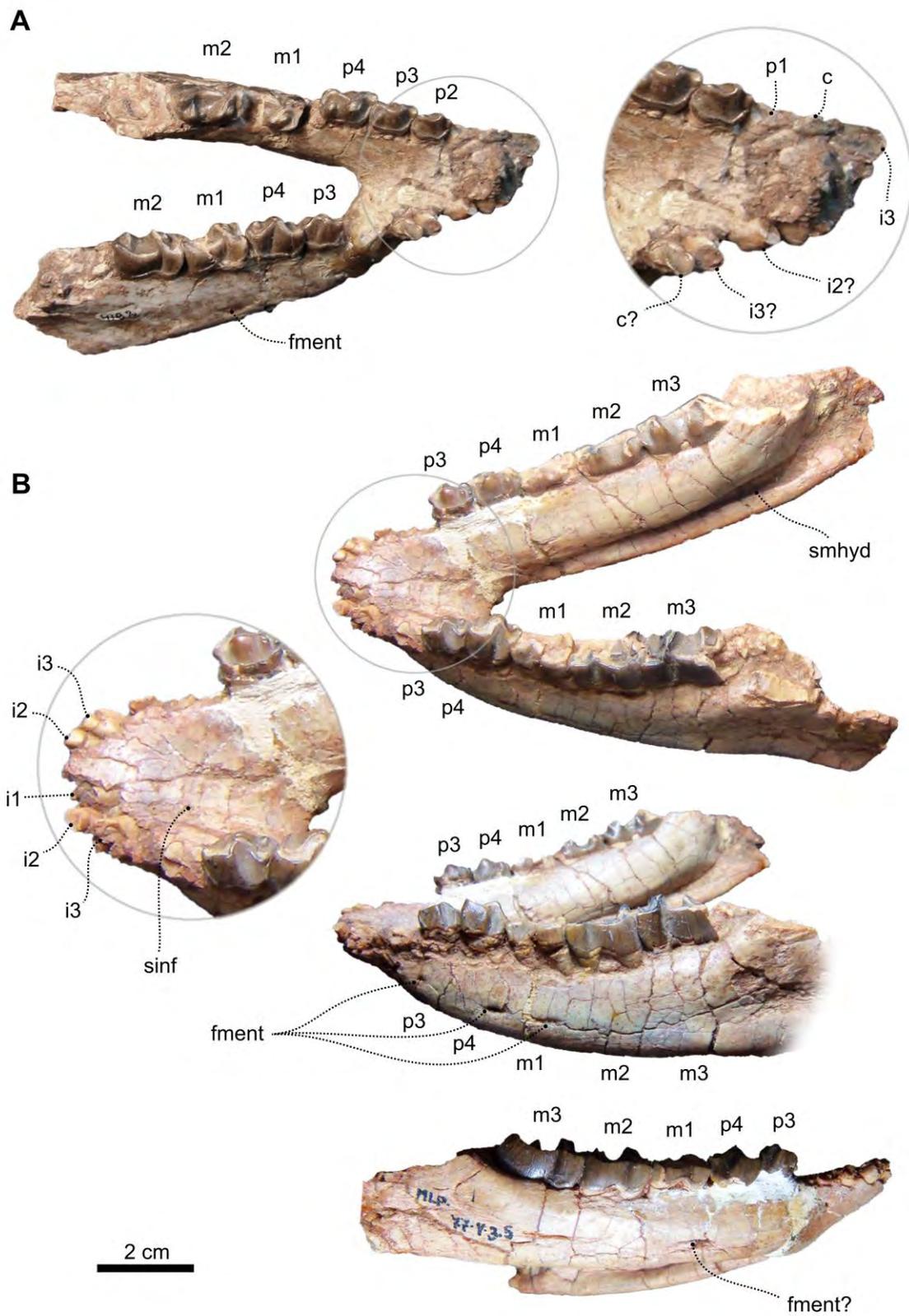
Poco puede precisarse respecto de los premaxilares, los cuales están muy fracturados. Únicamente del lado derecho es posible apreciar la sutura premaxilo-maxilar, a nivel del contacto I3-C (Fig. 9 B y C). Sin embargo, no es posible observar si existe contacto entre los procesos ascendentes del premaxilar y los nasales. Si bien se identifican en el espécimen, los nasales están muy deteriorados y poco puede apreciarse respecto de su forma y contactos. Las órbitas son amplias y de contorno bastante circular, abiertas posteriormente. Su extremo anterior se ubica aproximadamente a nivel del borde mesial del M2, aunque esta observación debe considerarse con precaución debido a la deformación del material. A nivel del P4 se observa parte del foramen infraorbital (Fig. 9 D), pasaje del nervio, arteria y vena homónimos (Muchlinski, 2008).



**Fig. 9:** cráneo de *Pampahippus arenalesi* (PVL 4192) en vista dorsal (A), ventral (B), y lateral (C y D). Fotografías D. García-López.

Los frontales son relativamente cortos y se proyectan lateralmente mediante los procesos postorbitales. Su deterioro impide reconocer las suturas naso-frontal y fronto-parietal, como así también la presencia de forámenes. Sin embargo se aprecian las crestas frontales, las cuales se dirigen posteromedialmente a partir de los procesos postorbitales y confluyen constituyendo una marcada cresta sagital. Justo por delante de la confluencia de las crestas frontales se aprecia una depresión a nivel de la línea media. Por detrás de los procesos postorbitales parece haber una constricción postorbital, aunque la deformación del material impide apreciar su magnitud (Fig. 9 A).

Al igual que el resto del cráneo, los parietales están muy fracturados. Lamentablemente no se observa la sutura parieto-occipital, como así tampoco los forámenes vasculares que usualmente se ubican a lo largo (o próximos) a esta sutura. En cambio, sí se distingue parcialmente la sutura escamoso-parietal del lado derecho. Los escamosos están muy deteriorados. Los procesos cigomáticos de ambos escamosos faltan por completo, mientras que la porción que contribuye a la pared del cráneo está bastante fracturada y parcialmente cubierta por sedimento. Posteriormente, y como en el resto de los Notoungulata, el escamoso constituye los senos epitimpánicos. Por delante de los senos epitimpánicos, a nivel de la base del proceso cigomático del escamoso, se distingue la fosa glenoidea, alargada lateralmente y ubicada por encima del plano del paladar (Fig. 9 D).



**Fig. 10:** mandíbula de *Pampahippus arenalesi*. A: PVL 4192 (Foto D. García-López), B: MLP 77-V-3-5.

## Región palatal y dentición superior

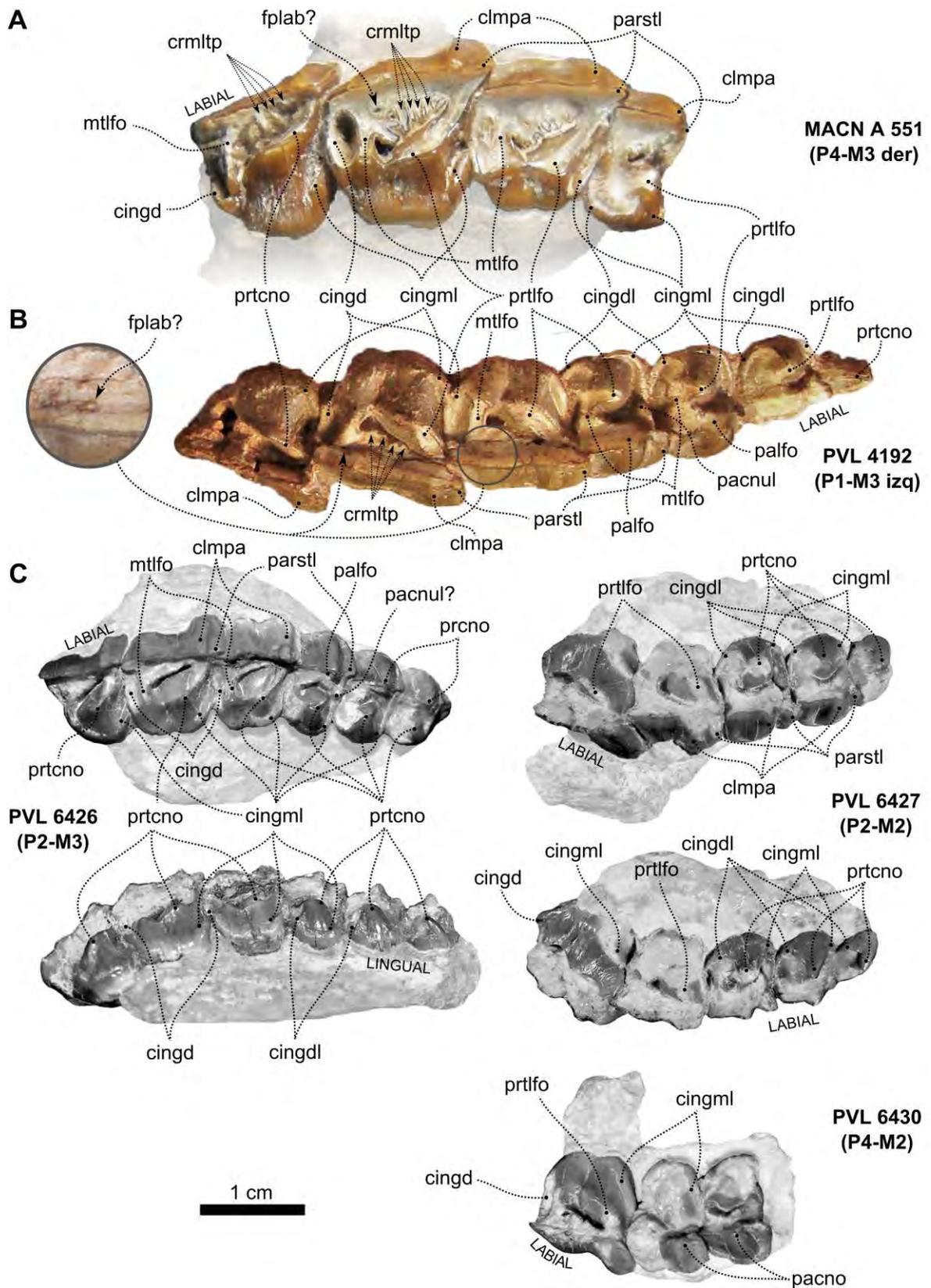
La forma del paladar es difícil de apreciar debido a la deformación que presenta el cráneo. Tampoco se aprecia la forma del arco premaxilar, aunque probablemente se trate de un arco en forma de “U” o “V”, siendo poco probable un arco premaxilar transversal. El paladar está fracturado y deteriorado, por lo cual no puede distinguirse la sutura maxilo-palatina, como así tampoco la forma y disposición de los forámenes incisivos ni de los canales palatinos mayores. La única sutura que se observa parcialmente (y que no parece ser una línea de fractura) es la sutura premaxilo-maxilar (Fig. 9 B).

**Dentición**– El espécimen conserva las series I2-M3 derecha (I2, I3, P1 y P2 rotos) y P1-M3 izquierda. Presenta dientes de corona baja, característica compartida con los otros géneros registrados para el Eoceno (*Puelia*, *Eomorphippus* y *Plexotemnus*). El I1 falta y el I2 solo conserva la raíz en el lado derecho, por lo cual no es posible apreciar su forma. El I3 también está roto, pero se puede observar parte de su corona. Bond y López (1993) lo describen como triangular en vista externa (labial) y alargado en sentido antero-posterior (mesio-distal), con su cara lingual casi plana y su cara labial convexa, con un pequeño reborde de esmalte (¿cínulo?) cerca de su base. El canino parece ser similar en tamaño al I3. Es unicuspidado y uniradiculado, su cara labial es convexa y lisa, y su cara lingual es plana (Fig. 9 B y C).

El P1 es mucho más pequeño que el P2, uniradiculado y con una morfología coronaria más comparable a la del canino que a la del resto de los premolares. Solo se aprecia una cúspide principal, probablemente correspondiente al paracono. La cara lingual está muy deteriorada y no es posible describirla. El P2 también está roto, pero en este caso falta la porción labial. Lingualmente se aprecia un protocono rodeado en su base por un notorio cínulo mesiolingual. El protocono se proyecta distalmente a través de un lofo y se conecta con el hipolofa, en cuya base se distingue con claridad un cínulo distolingual. El P3 y el P4 presentan una morfología similar al P2. Al estar completos, es posible distinguir un parastilo marcado por delante de la columna del paracono que sin embargo apenas se solapa sobre ectolofa de la pieza precedente. En comparación con el P2, el hipocono se identifica con mayor claridad y se conecta con el metacono constituyendo un lofo transversal (metalofa) con una constricción a la altura del valle central. El metalofa se conecta con la proyección distal del paracono,

conformando un ectolofio. Similar a lo mencionado para el P2, en el P3 y P4 se observa un marcado cíngulo mesiolingual (principalmente sobre la base del protocono) y un cíngulo distolingual que rodea la base del hipocono, este último (a diferencia del M1) en una posición casi tan lingual como el protocono. Por delante del valle central se distingue una pequeña cúspide (paracónulo), más evidente en el P4.

Los molares son claramente más grandes que los premolares y presentan un contorno trapezoidal (M1 y M2) y aproximadamente triangular en el caso del M3. A diferencia de los premolares, el cíngulo distal no se proyecta lingualmente rodeando la base del hipocono sino que se restringe al margen distal, por detrás del metalofo. El M1 y el M2 son muy similares y son las piezas de mayor tamaño. A diferencia de los premolares, el protocono y el hipocono están separados (la fosa central está abierta lingualmente) y ambos se conectan al ectolofio constituyendo respectivamente un protolofio y un metalofo, este último más pequeño en el M2. El protolofio es alargado y oblicuo en sentido centro-lingual a mesio-labial. En el caso del M1, el cíngulo mesiolingual no rodea toda la base del protocono (como sí lo hace en los premolares y en el resto de los molares) sino que se restringe a la cara mesial, una diferencia mencionada en la diagnosis que lo distingue de *P. secundus*. Una pequeña foseta se distingue a nivel del ectolofio del M1 y del M2. Es probable que dicha foseta corresponda a la foseta posterolabial, originada por la fusión del extremo del crochet con el ectolofio. Tanto en el M1 como en el M2 se pueden apreciar varias crestas sobre el margen labial de la fosa central, originadas a partir de ondulaciones y proyecciones linguales del ectolofio (Fig. 11 B).



**Fig. 11:** dentición superior de *Plexotemnus complicatissimus* (A), *Pampahippus arenalesi* (B) y *Pampahippus secundus* (C). Foto de *P. arenalesi*, cortesía de D. García-López. Fotografías de *P. secundus* tomadas y editadas de Deraco y García-López (2015).

El M3 carece de hipocono (al menos de manera evidente como en los otros molares). El protocono está muy desarrollado, y si bien apenas se distingue un protocono incipiente, es probable que sea más conspicuo en estados de desgaste más avanzados. El parastilo está menos acentuado que en los molares precedentes. El cíngulo mesiolingual se proyecta rodeando la base del protocono hasta casi alcanzar el cíngulo distal, este último mucho menos evidente (Fig. 11 B).

### Mandíbula y dentición inferior

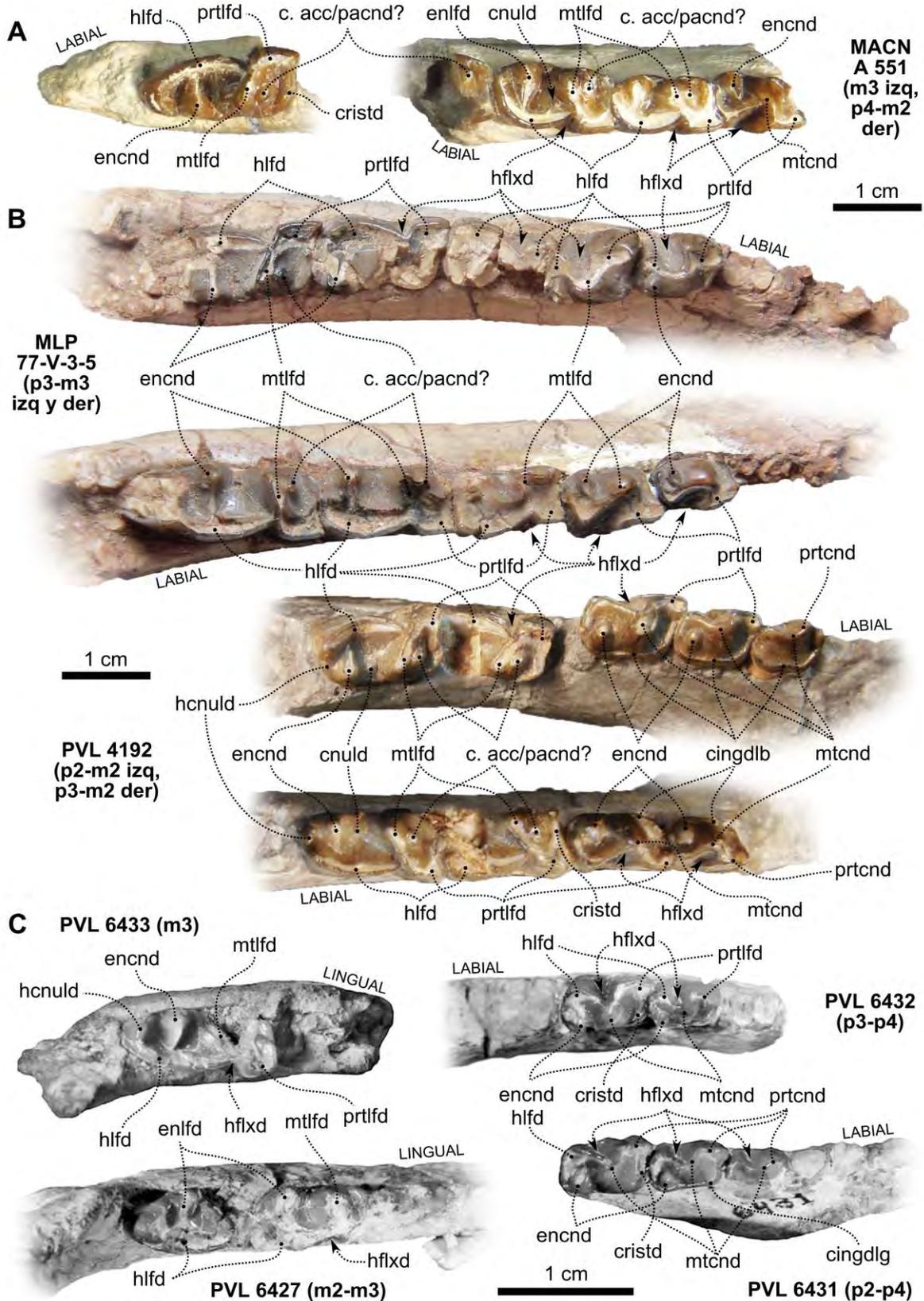
La descripción está basada en la mandíbula del espécimen PVL 4192 y en MLP 77-V-3-5 (Figs. 10 y 12 B), habiendo hecho ya la aclaración respecto de su asignación específica al comienzo de la descripción. En ambos casos se trata de hemimandíbulas articuladas (fusionadas a nivel de la sínfisis) en las que se ha preservado la rama horizontal (con parte de la dentición) pero no la rama ascendente. En vista dorsal, la sínfisis se extiende aproximadamente hasta la altura del p3. La mandíbula de PVL 4192 está comprimida dorsolateralmente al igual que el cráneo. El material MLP 77-V-3-5, en cambio, no parece estar comprimido aunque sí inclinado, de manera tal que el plano sagital de la mandíbula no es perpendicular al plano horizontal (Fig. 10).

En vista lateral, el borde ventral es convexo en casi toda su extensión, más evidente en MLP 77-V-3-5 debido a su menor deformación, en el cual también se observan claramente al menos tres forámenes mentonianos a la altura del extremo mesial del p3, extremo distal del p4 e hipolofido del m1 (Fig. 10 B). Estos se abren internamente al canal mandibular, pasaje del nervio mandibular y vasos asociados. Sobre la cara interna del ejemplar MLP 77-V-3-5 se observa un profundo surco (probablemente correspondiente al surco milohioideo) el cual recorre la rama horizontal paralelo a su borde ventral. Respecto de la región angular y la rama ascendente, Bond y López (1993) (posiblemente en base al espécimen MLP 80-X-1-1, el cual no pudo ser ubicado en la colección) mencionaron que la fosa masetérica es poco profunda pero limitada ventralmente por una cresta masetérica marcada. Quizás en base al mismo espécimen, los autores describieron al cóndilo mandibular como transversal y bien alto respecto de la serie molar.

**Dentición**– La especie muestra una dentición que podría definirse como un estado intermedio entre cúspides y lofos (derivados del desgaste de esas cúspides) (Figs. 10 y 12 B y C). Poco puede decirse de la dentición anterior puesto que está muy deteriorada, tanto en PVL 4192 como en MLP 77-V-3-5. Los incisivos son procumbentes y pequeños, ascendentes en tamaño desde el i1 al i3. De acuerdo a Bond y López (1993) son simples y espatuliformes, a excepción del i3 que presenta una cresta lingual y un pequeño cingúlido también lingual. Solo una pieza se ha conservado relativamente en buen estado, señalada en la figura 10 tentativamente como el canino derecho, pero que también podría corresponder al i3 (resulta difícil determinarlo debido al deterioro del material y a la dificultad para identificar elementos que sirvan de referencia). Se trata de un diente unicuspidado (posiblemente el protocónido) alargado mesiodistalmente constituyendo una cresta. Lingualmente se distingue con claridad un cingúlido bajo y una cresta longitudinal suave. La superficie labial está bastante deteriorada (Fig. 10).

Solo se ha conservado la raíz del p1 en PVL 4192. El p2 en cambio se ha preservado completo y presenta una cúspide en posición aproximadamente central que Bond y López (1993) consideraron como protocónido. Sin embargo, comparando la morfología de este premolar con la del p3 y p4, esta cúspide parece ser el metacónido, mientras que el protocónido (de posición mesiolabial) se conecta con el metacónido mediante una crístida. Distalmente, el metacónido se continúa a través de otra crístida (condición descrita por Bond y López como talónido crestado) que se curva lingualmente y gira constituyendo un cingúlido lingual bajo y bien marcado que alcanza el extremo mesial del diente (Fig. 10 A y 12 B).

El p3 es mucho mayor y se caracteriza por un protocónido que se extiende anteriormente a través de un pequeño lófido (protolófido). Distalmente se conecta con el metalófido, que en vista lateral constituye la cúspide principal. El metalófido se continúa distolabialmente a través de un hipolófido incipiente, dejando un amplio surco sobre la cara labial entre éste y el protolófido, equivalente al hipofléxido de las piezas distales. El protolófido y metalófido constituyen el anterolófido de acuerdo a Thenius (1989), mientras que el hipolófido está referido como posterolófido en este tipo de morfología oclusal. En posición lingual respecto del hipolófido se observa el entocónido bunoides.



**Fig. 12:** dentición inferior *Plexotemnus complicatissimus* (A), *Pampahippus arenalesi* (B) y *Pampahippus secundus* (C). Fotografía de PVL 4192, D. García-López. Fotografías *P. secundus* tomadas y editadas de Deraco y García-López (2015).

El p4 presenta una forma muy similar, de mayor tamaño y con un hipolófidio más desarrollado. Tanto en el p3 como en el p4, el cingúlido lingual es bien notorio y más acentuado en su extremo mesial. Es importante destacar que los especímenes MLP 77-V-3-5 y PVL 4192 presentan diferentes estados de desgaste, lo cual podría explicar el aspecto más lofodonte y menos bunoides de las cúspides y crestas de MLP 77-V-3-5 (más desgastado). Esto también se observa a nivel de los molares (Figs. 10 y 12 B).

El m1 muestra un trigónido y talónido bien diferenciados, siendo este último mayor, como es común en los Toxodontia. El protolófidio se proyecta lingualmente a través de una crístida cuya altura disminuye repentinamente a nivel del extremo mesiolingual del diente y gira distalmente constituyendo un notorio cingúlido mesiolingual. El protolófidio se conecta con un metalófidio oblicuo. En posición mesial respecto del extremo lingual del metalófidio se observa una cúspide que, de acuerdo a Bond y López (1993), corresponde al paracónido. Sin embargo, aquí se hace referencia a ella como cúspide accesoria del trigónido, y se considera al paracónido (o paralófidio) ausente o reducido a una pequeña crístida, siguiendo la interpretación morfológica de Cifelli (1993), Shockey (1997), Billet (2011), Shockey *et al.* (2012). El hipolófidio presenta una forma de coma que en el caso de PVL 4192 mantiene su individualidad, pero está conectado con el metalófidio en MLP 77-V-3-5. Si bien los m1 de PVL 4192 están rotos a nivel del entocónido, el m1 derecho de MLP 77-V-3-5 permite apreciar su presencia, aunque en este caso conectado al hipolófidio constituyendo un entolófidio. Entre el metalófidio y el entolófidio queda definido un amplio valle que abre lingualmente (Fig. 12 B).

El m2 (de mayor diámetro mesio-distal) presenta una morfología muy similar al m1. La principal diferencia radica en el menor desarrollo de la crístida mesial que se proyecta lingualmente a partir del protolófidio. A pesar del desgaste, esto también se aprecia en MLP 77-V-3-5. A nivel del valle meta-entolófidio (hacia el extremo lingual) se distingue una pequeña cúspide redondeada (mucho menor que el resto de las cúspides o lófidios y que podría ser homóloga a un metastílido o un postmetaconúlido) que lo cierra parcialmente, la cual no se observa en el espécimen MLP 77-V-3-5. Por detrás del entolófidio y del hipolófidio se distingue otra pequeña cúspide probablemente correspondiente al hipoconúlido. El m3 muestra una forma similar, aunque es mucho más grande que el m2, principalmente por el mayor

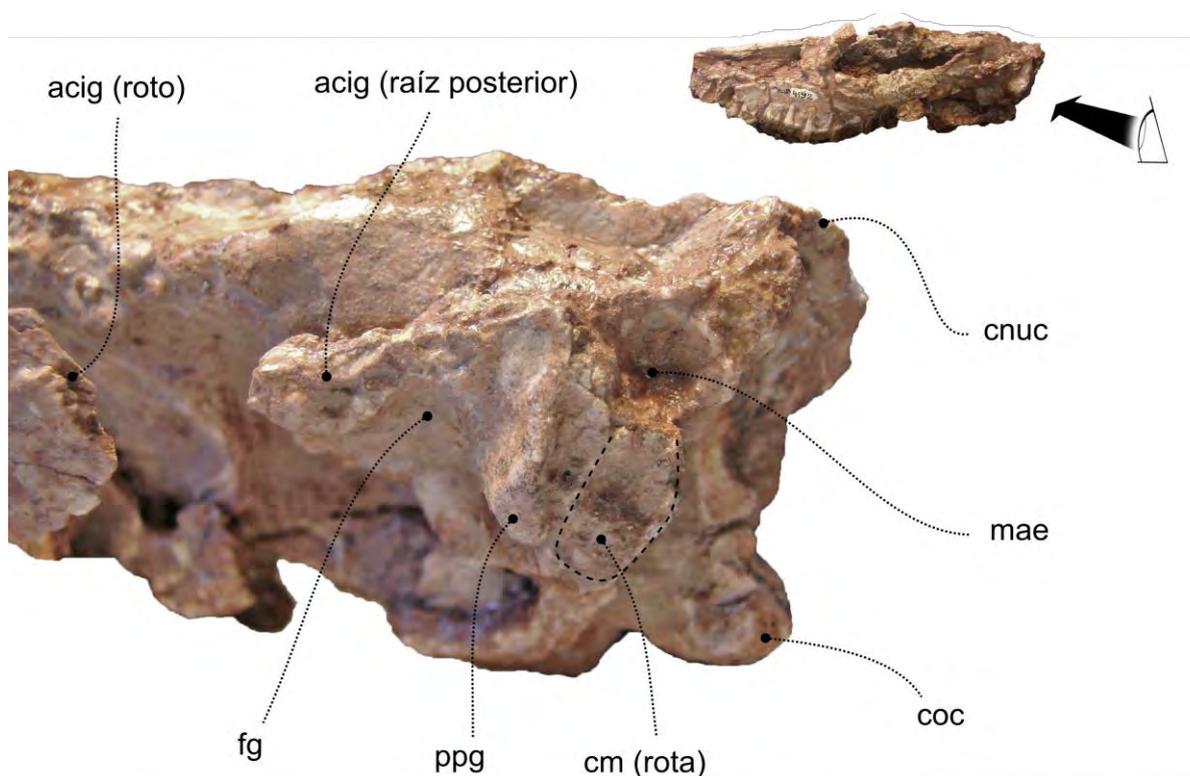
desarrollo del hipolófidio. Tanto los premolares como los molares presentan un cingúlido labial continuo (Fig. 12 B).

### Basicráneo y región auditiva

La descripción está basada exclusivamente en el holotipo, ya que como se mencionó, el espécimen MLP 78-V-6-9 (el único además del holotipo que conserva parte de esta región) no pudo ser ubicado en la colección. La región basicraneana comprende el piso de la bóveda craneana entre las coanas y el occipucio. Está constituida por la porción posterior del palatino, parte del pterigoides y el esfenoides. Este último constituye un complejo óseo de forma irregular conformado por una serie de elementos total o parcialmente fusionados. Lamentablemente la preservación del espécimen no permite individualizar cada uno de estos elementos ya que no se distinguen las eventuales suturas que podrían indicar sus límites. Sin embargo, varias de las estructuras que caracterizan al basicráneo pueden apreciarse a pesar de su deformación.

En vista ventral se observa el deterioro que presenta la región correspondiente a las coanas, y la presencia de sedimento cubriendo la zona parcialmente. Aún así, es posible distinguir restos de las crestas palatinas (Fig. 9 B). En otros "Notohippidae" mejor preservados (ej. *Puelia*, ver más adelante), las coanas están flanqueadas por dos pares de crestas, unas más pequeñas correspondientes a las crestas pterigoidea y unas más desarrolladas (externas o laterales respecto de las crestas pterigoideas) correspondiente a las crestas palatinas. En el caso de PVL 4192, el deterioro no permite observar las crestas pterigoideas, las cuales podrían estar efectivamente ausentes o, lo que es más probable, rotas. Por el mismo motivo tampoco se distingue la fosa escafoidea. Los elementos impares que constituyen el techo de las coanas y el piso de la porción anterior de la bóveda craneana (rostro esfenoidal y basiesfenoides) están muy deteriorados. Por detrás se distinguen restos de las bulas auditivas. La bula derecha está completa, aunque totalmente comprimida. Si bien no se puede precisar su forma, es evidente que eran prominentes y probablemente ovoides. La bula izquierda está más deteriorada y solo se ha preservado (aunque pobremente) la base de la misma. Lamentablemente no se pueden distinguir ninguno de los forámenes asociados a su periferia (Fig. 9 B).

El meato auditivo externo (mae) parece observarse por detrás del proceso postglenoideo (Fig. 13). Sin embargo está bastante deteriorado, por lo que es difícil precisar su forma, tamaño y ubicación. Tampoco se observa la cresta meatal, aunque se infiere su presencia en base a lo que parecen ser restos de su base por debajo del mae. De ser así, se trataría de una cresta bien desarrollada, de acuerdo a lo mencionado por Bond y López (1993). El proceso postglenoideo también es bien notorio. Las estructuras correspondientes al complejo occipital no pueden describirse debido al mal estado de preservación del espécimen. Si bien se distinguen restos de los cóndilos occipitales, no es posible dar precisiones de su forma, tamaño u orientación.



**Fig. 13:** región posterior de PVL 4192 en vista lateral. Fotografía D. García-López

*PAMPAHIPPIUS SECUNDUS* Deraco y García-López, 2015

**Holotipo:** PVL 6426 (fragmento de maxilar derecho de un individuo adulto pero con poco desgaste, con P2-4 y M1-3).

**Especímenes incluidos:** PVL6427 (fragmento de premaxilar izquierdo con i1-3, fragmento de maxilar izquierdo con P2-M2, y fragmento de hemimandíbula derecha con m1-3), PVL 6428 (fragmento de premaxilar y maxilar derecho con I2-P4, algunos

incompletos) , PVL 6429 (fragmento de premaxilar y maxilar derecho con raíces de I2-3, y C-P2), PVL 6430 (fragmento de maxilar derecho con P4, M1 roto y M2), PVL 6431 (fragmento de hemimandíbula izquierda con raíz de i1, i2 incompleto, raíces de i3, c y p1, y p2-4 bien preservados), PVL 6432 (fragmento de hemimandíbula izquierda con p3-4) y PVL 6433 (fragmento de hemimandíbula derecha con m3 roto).

**Procedencia geográfica:** El Simbolar, Dpto. Guachipas, Salta, Argentina.

**Procedencia estratigráfica:** si bien fue referida por Deraco y García-López (2015) como Miembro Lumbrera inferior (Eoceno medio-temprano) de la Formación Lumbrera, los eventos sedimentarios “superior” e “inferior” no han sido definidos formalmente y es un tema de activa discusión en la actualidad (Daniel A. García-López, comunicación personal). Por este motivo, y en base a publicaciones como la de Del Papa *et al.* (2013), resulta conveniente referirse a estos niveles como Formación Lumbrera inferior.

**Diagnosis revisada-** La especie se reconoce por la siguiente combinación de caracteres: (1) más pequeño que *P. arenalesi* (35% menor de acuerdo a Deraco y García López, 2015), (2)  $I1 > I3 > I2$ , (3) P3 sin el paracónulo descripto para *P. arenalesi* y apenas distinguible en el P4, (4) cingulo mesiolingual en el M1 rodeando por completo la base del paracono, a diferencia de *P. arenalesi* en el que el cingulo está restringido solo a la cara mesial, (5) columna del metacono en M1-2 más marcada que en *P. arenalesi*, (6) cingulo labial presente en premolares superiores pero ausente (o apenas insinuado) en los molares, (7) ausencia de cingúlido labial en molares inferiores.

En la diagnosis original de Deraco y García López (2015) se menciona además la presencia de un cingúlido lingual en los incisivos inferiores, algo que también mencionan Bond y López para *P. arenalesi*, por lo cual fue incluido en la diagnosis del género. Otro elemento mencionado es la presencia de solo una cresta en los molares, a diferencia del patrón de crestas múltiples de *P. arenalesi*. Sin embargo, la individualización de las crestas parece ser susceptible de alterarse o borrarse con el desgaste, por lo cual se ha preferido excluirlo de la diagnosis, aún cuando efectivamente no se observa el patrón de crestas múltiples en los especímenes descriptos por Deraco y García López (2015).

## Descripción

La especie ha sido recientemente descrita en detalle (Deraco y García López, 2015). Por tal motivo, ésta no será una redescrición sino una revisión haciendo énfasis en sus diferencias respecto de *P. arenalesi*, más allá de la diferencia en tamaño mencionada en la diagnosis. Los especímenes del hipodigma consisten en fragmentos de maxilar, premaxilar y mandíbula, en todos los casos con parte de la serie dentaria conservada. Si bien no tiene gran implicancia en el contexto de esta tesis, es importante mencionar que Deraco y García López (2015) subdividieron a los especímenes del hipodigma en dos grupos; el grupo 1 incluye al holotipo y a los especímenes PVL 6430 y 6431, mientras que el grupo 2 incluye a los especímenes PVL 6427, 6428, 6429, 6432 y 6433. De acuerdo a los autores, estos últimos se diferencian de los individuos del grupo 1 por una dentición más robusta y coronas levemente más altas.

### Región palatal y dentición superior

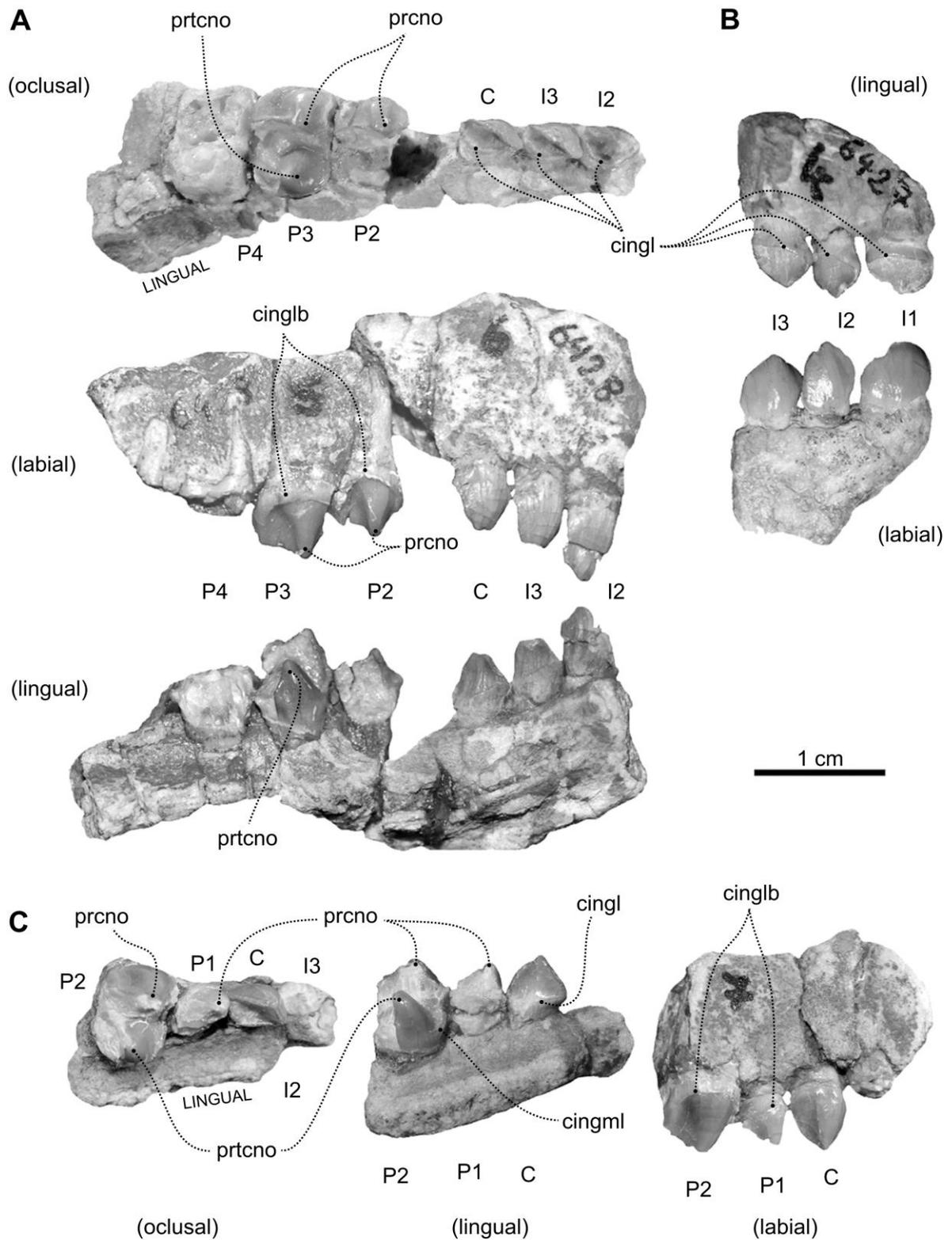
Los restos de maxilar y premaxilar son muy fragmentarios y restringidos exclusivamente a la región alveolar, por lo cual esta sección se limitará a la descripción de la dentición superior en base a los dientes conservados en dichos fragmentos y figurados por Deraco y García López (2015).

**Dentición**– Como ya se mencionó, las especies del género presentan una dentición braquiodonte, completa y cerrada. El I1 es notoriamente ancho, mucho más que el resto de los incisivos. Su cara labial es bien convexa y lisa, mientras que la cara lingual es cóncava y presenta un marcado cingulo lingual sobre la base de la corona. El diámetro mesiodistal del I2 es mucho menor que el del I1 y se aprecia una pequeña separación entre ambos, de manera tal que sus coronas no están en contacto. Es unicuspidado (su cúspide es bien aguda) y más alto que el I1, muy evidente en vista labial (Fig. 14 B). Deraco y García López (2015) lo definen como foliado. Al igual que el resto de los incisivos, presenta un marcado cingulo lingual en su base. El I3 es muy similar al I2, aunque su diámetro mesio-lingual es levemente mayor, dando como resultado la particular relación de tamaños mencionada en la diagnosis ( $I1 > I3 > I2$ ). El canino es muy similar en forma al I2 y al I3, solo que el cingulo lingual es menos evidente (Fig. 14 A y C).

El P1 se conserva parcialmente solo en el espécimen PVL 6429 (Fig. 14 C). Al igual que en *P. arenalesi*, es uniradiculado, su diámetro mesio-distal es menor que el del canino, y su tamaño general es mucho menor que el del P2. Solo está preservada la mitad labial, en la cual se aprecia una cúspide principal, probablemente correspondiente al paracono (el resto de la morfología oclusal está muy deteriorada o falta). Sobre la cara labial se observa un cingulo apenas insinuado.

El P2 presenta paracono y protocono bunoides. El cingulo distolingual mencionado para *P. arenalesi* es poco evidente en vista oclusal, aunque se observa más claramente en vista lingual. Al igual que en *P. arenalesi*, se origina a nivel de la cúspide del protocono y desciende hasta su base dirigiéndose distalmente. Por delante del valle central se distingue un cingulo mesiolingual que sin embargo no rodea completamente la base del protocono (al igual que en el P3), como sí lo hace en el P4. Sobre la cara labial solo se aprecia la columna del paracono y un parastilo apenas insinuado.

El P3 y el P4 presentan una morfología muy similar entre ellos y al P2, aunque son de mayor tamaño, siendo el P4 el mayor de todos. El parastilo es más notorio y el cingulo mesial es más evidente, especialmente en el P4. En este último, el cingulo se proyecta lingualmente rodeando la base del protocono, constituyéndose en un cingulo mesiolingual. Como lo señalaron Deraco y García López (2015), estas últimas dos características varían levemente entre los dos grupos definidos por ellos. En el individuo PVL 6427 (grupo 2) el parastilo está separado de la columna del paracono por un pliegue más marcado que en el holotipo (grupo 1). Respecto del cingulo mesial (o mesiolingual), la prolongación lingual que rodea la base del protocono es casi imperceptible. Por otra parte, y de acuerdo a los autores, el contorno general del P3 y P4 en los individuos del grupo 1 es subtriangular, mientras que en el grupo 2 tiende a ser cuadrangular (Fig. 11 C). A diferencia de *P. arenalesi*, no se observa el paracónulo en posición medial respecto del valle central en el P3, aunque sí se aprecia una pequeña cúspide en esa posición en el P4. En el P3 del espécimen PVL 6427 (Fig. 11 C) se puede distinguir parcialmente el cingulo distal y un lofo transversal que probablemente corresponde al metalofo, este último más desarrollado en los especímenes del grupo 2 y en parte responsable de su contorno más cuadrangular en comparación con el holotipo (Deraco y García-López, 2015).



**Fig. 14:** dentición anterior (superior) de *P. secundus*. Fotografías tomadas y editadas de Deraco y García-López (2015).

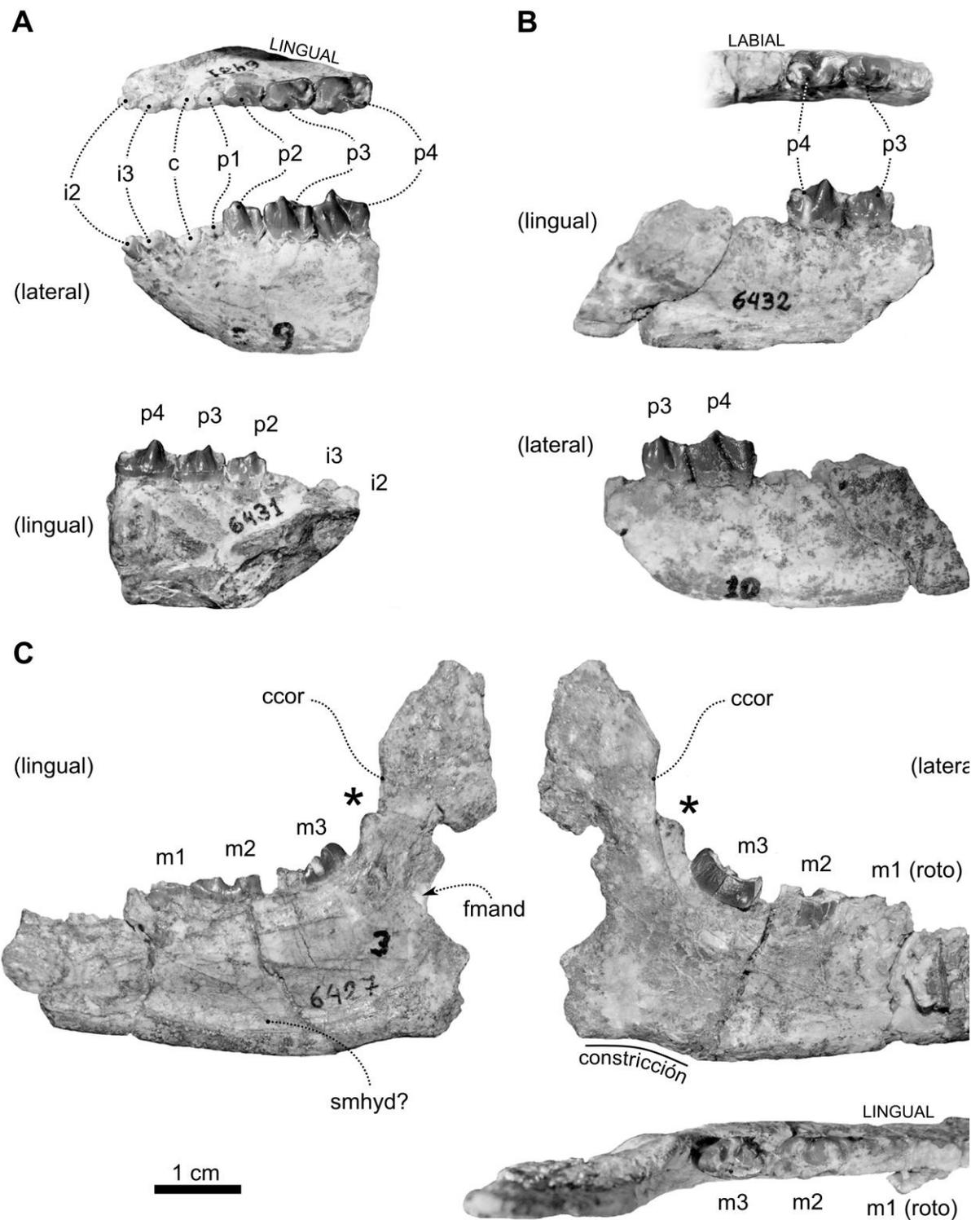
El M1 y el M2 presentan un contorno trapezoidal y el cíngulo distal está restringido al margen distal del hipocono (no lo rodea), mientras que el M3 es subtriangular (Fig. 11 C). Sobre la cara labial se observa la columna del paracono, más marcada que en *P. arenalesi*. Distalmente se observa la columna del metacono, la cual está apenas insinuada en *P. arenalesi*. El protocono y el hipocono están separados lingualmente, y ambos se conectan al ectolofa constituyendo respectivamente un protolofa oblicuo y un metalofa transversal (ambos más pequeños en el M2). A diferencia de *P. arenalesi*, el cíngulo mesiolingual rodea la base del protocono en el M1, al igual que en el resto de los molares (Fig. 11 C). La fosa central es oblicua, limitada mesialmente por el protolofa, labialmente por el ectolofa, distalmente por el metalofa y mesiolingualmente por la amplia base del protocono. Una pequeña foseta posterolabial se distingue a nivel del ectolofa. Deraco y García-López (2015) mencionan que no se observan crestas múltiples en el M1 mientras que en el M2 se observa una cresta (mesial al crochet) que correspondería a la cresta intermedia de Billet (2011). Por el contrario, se distinguen algunas suaves ondulaciones sobre el límite labial de la fosa central del M1 y del M2, por lo que no debería descartarse la presencia de dos o más crestas, similar a lo observado en *P. arenalesi* (Fig. 11), aunque quizás simplificado por el grado de desgaste.

El M3 carece de hipocono (al menos de manera evidente como en los otros molares). Por su parte, el protocono está muy desarrollado y se proyecta labialmente a través de un protolofa oblicuo similar al lo observado en el M1 y en el M2, aunque a diferencia de éstos, el parastilo es apenas notorio. En cuanto a los cíngulos mesial y distal, ambos se extienden lingualmente hasta casi establecerse una continuidad entre ellos a nivel de la base del protocono (Fig. 11 C).

### Mandíbula y dentición inferior

La mandíbula está representada por restos fragmentarios que permiten apreciar la morfología de todo la rama horizontal y parte de la rama ascendente (Figs. 12 C y 15). En vista dorsal, la sínfisis se extiende aproximadamente hasta la altura del p3, similar a lo observado en *P. arenalesi*. En vista lateral, el borde ventral parece ser más recto que en el caso de *P. arenalesi*, curvándose de manera más acentuada hacia

el extremo anterior y con una suave constricción por delante del borde externo del ángulo mandibular.



**Fig. 15:** restos mandibulares de *Pampahippus secundus*. PVL 6431 (A), PVL 6432 (B), PVL 6427 (C). Fotografías tomadas y editadas de Deraco y García-López (2015).

Si bien Deraco y García-López (2015) consideran que la altura relativa de la rama horizontal mantiene las mismas proporciones que *P. arenalesi*, mi apreciación es que su altura en *P. secundus* (a nivel del m3) es mayor que en *P. arenalesi*. A pesar de que el holotipo de *P. arenalesi* no conserva el m3, la altura a nivel del borde distal del m2 no es cuatro veces mayor que la altura de su corona (como lo es aproximadamente en *P. secundus*) sino algo menor. En el caso de MLP 77-V-3-5 (considerado aquí como *P. arenalesi*) se observa que la altura de la rama horizontal a nivel del m3 es aproximadamente tres veces la altura de la corona, por lo que, al menos de manera cualitativa, *P. secundus* presenta un cuerpo mandibular levemente más robusto. Cabe destacar la dificultad existente en este tipo de taxones a la hora de comparar la altura de las coronas, entre individuos con diferente grado de desgaste, lo cual impide una aproximación cuantitativa precisa.

Sobre la cara externa, Deraco y García-López (2015) mencionan la presencia de cuatro forámenes mentonianos (y probablemente un quinto próximo a la sínfisis) ubicados aproximadamente a nivel del canino, p1, extremo distal del p2, y extremo distal del p4. Sobre la cara interna se distingue un suave surco limitado ventralmente por una cresta bien marcada que recorre la rama horizontal paralelamente al borde ventral, probablemente correspondiente al surco milohioideo (Fig. 15). Por detrás del m3 se distingue una marcada cresta coronoides (sobre la superficie labial) y un notorio proceso (sobre la cara lingual, probablemente correspondiente al proceso posterointerno de Bond y Vucetich [1983]), este último ausente en los especímenes considerados juveniles (Deraco y García-López, 2015). Por debajo de la línea alveolar y hacia la base de la rama ascendente, se distingue el margen anterior del foramen mandibular. El resto de la rama ascendente está deteriorada por lo cual no puede apreciarse la forma y desarrollo del cóndilo mandibular ni del proceso coronoides.

**Dentición-** Los incisivos son procumbentes y pequeños, ascendentes en tamaño mesiodistalmente. Solo el i2 e i3 están parcialmente preservados en el espécimen PVL 6431 (Fig. 15 A), el cual permite apreciar la presencia de un cingúlido lingual, similar a lo observado en el i3 de *P. arenalesi*. El canino y el p1 no están preservados en ninguno de los especímenes.

Los premolares y molares son muy similares a los de *P. arenalesi*, con el mismo patrón de cúspides y crestas (Fig. 12 C). El p2 presenta una cúspide principal (bien aguda) que destaca notoriamente en vista lateral. Deraco y García-López (2015)

coinciden con Bond y López (1993) en que esa única cúspide presente en el p2 de *Pampahippus* corresponde al protocónido. Sin embargo, y como se mencionó al momento de la descripción de *P. arenalesi*, el punto más alto coincide en su posición con el metacónido del p4, en el cual es más fácil distinguir ambas cúspides (protocónido y metacónido). De todas formas, al tratarse de una cresta redondeada de trayecto sinusoidal con un sector que se eleva en forma de cúspide (y no de una cúspide cónica simple), es posible que haya diferencia de criterios respecto de su identidad. Distalmente, la porción de la cresta que posicionalmente correspondería al metacónido se continúa a través de una crístida que se curva lingualmente y constituye un cingúlido lingual (Fig. 12 C). Es oportuno mencionar que así como se destacaron ciertas diferencias entre los especímenes del grupo 1 y los del grupo 2 respecto de su dentición superior, Deraco y García-López (2015) también señalaron que los premolares inferiores de los especímenes del grupo 1 exhiben cingúlidos más acentuados.

El p3 es notoriamente más grande y el protocónido se distingue más claramente del metacónido, a pesar de estar conectados por una crístida. Distolabialmente, el metacónido se continúa a través de un hipolófido incipiente, dejando un hipoflécido marcado entre éste y el protocónido. En el espécimen PVL 6432, el p3 y p4 parecen estar más desgastados y resultan más adecuados los términos protolófido y metalófido. De acuerdo a lo mencionado por Deraco y García-López en relación a las diferencias entre los especímenes del grupo 1 y 2, el p3 del espécimen PVL 6431 presenta un cingúlido lingual bien marcado mientras que en PVL 6432 es apenas insinuado. Siendo un elemento diagnóstico para el género, se distingue con claridad el entocónido bunoides (Figs. 12 C y 15). El p4 presenta una forma muy similar al p3. Es de mayor tamaño y el hipolófido está más desarrollado. El protolófido (el cual se identifica como una cresta en los especímenes con menor desgaste) se proyecta lingualmente a través de una crístida (paracrístida?). De acuerdo a Deraco y García-López (2015) el protocónido es indistinguible, aunque mencionan la presencia de una cresta en la “zona del protocónido, a partir de la cual se origina una paracrístida. A diferencia del p3 (en el caso de PVL 6431), el p4 no presenta un cingúlido lingual tan marcado y está restringido solo al extremo mesiolingual. Además, presenta un pequeño cingúlido a nivel de la “zona del hipoconúlido”.

El m1 está parcialmente conservado solo en el espécimen PVL 6427, aunque de manera muy fragmentaria como para poder describirlo (Fig. 12 C y 15 C). El m2 también está conservado en ese mismo espécimen, aunque algo más completo (porción distal del trigónido y el talónido). El metalófido es masivo y no se distingue la cúspide accesoria que se observa claramente en *P. arenalesi*. Sin embargo, considerando que la pieza presenta cierto desgaste, es probable que la cúspide sea distinguible en molares menos desgastados. El entolófido es también bastante masivo. El amplio valle que separa el entolófido del metalófido es bastante más estrecho que en *P. arenalesi*, y no se observa el pequeño conúlido que sí se observa en la especie tipo. Distalmente se observa un pequeño lófido que probablemente corresponde al hipoconúlido descrito para *P. arenalesi*, solo que en el caso de PVL 6427 es coalescente con el hipolófido producto del desgaste (Fig. 12 C).

El m3 muestra una forma similar, aunque el trigónido parece ser relativamente menor. El m3 del espécimen PVL 6427 está algo deteriorado (falta el trigónido) y está algo desgastado. En el caso de PVL 6433, el m3 está completo y muy poco desgastado (Fig. 12 C). En este último se observa claramente un metalófido oblicuo, un protolófido que parece no estar conectado con el metalófido, y un paralófido transversal. Lingualmente respecto del paralófido se observa un cingúlido mesiolingual. El talónido sigue el patrón descrito para el resto de los molares. En el caso de PVL 6433 el hipolófido es delgado, el entocónido es claramente bunoide y el hipoconúlido también, mientras que en PVL 6427 (de mayor desgaste) el hipolófido es menos crestado, y tanto el entolófido como el hipoconúlido constituyen lófidios conectados al hipolófido. En ambos especímenes parece haber una postcrístida que se proyecta mesialmente desde el ápice del hipoconúlido.

*PAMPAHIPPIUS POWELLI* García-López *et al.*, 2017b

**Holotipo:** IBIGEO-P 81 (fragmento de paladar con I1-M3 izquierdo e I1-M2 derechos, y fragmento de hemimandíbula derecha con i1-3 y p2-m3).

**Especímenes incluidos:** solo el holotipo.

**Procedencia geográfica:** Cerro Bayo, La Poma, Salta, Argentina.

**Procedencia estratigráfica:** Formación Quebrada de los Colorados (Eoceno medio tardío) (Carrapa *et al.*, 2012).

**Diagnosis-** La especie se reconoce por la siguiente combinación de caracteres: (1) tamaño intermedio entre *P. arenalesi* y *P. secundus*, (2) mayor altura relativa de las coronas en comparación con las otras especies del género, (3) I1 más grande que el resto de los incisivos (I1>I2>I3), diferente de *P. secundus* (I1>I3>I2), y con la cara lingual fuertemente cóncava, a diferencia del I1 de *P. arenalesi*, (4) paracónulo del P4 bien desarrollado, fusionado con el protocono conformando un protocono rudimentario, a diferencia de *P. arenalesi* (paracónulo bien notable pero separado del protocono) y de *P. secundus* (paracónulo casi indistinguible), (5) cingulo mesial del P4 restringido al margen mesial, diferente del cingulo mesiolingual que rodea la base del protocono en las otras especies del género, (6) molares superiores con tres crestas previas al crochet, (7) molares claramente imbricados debido al mayor desarrollo del parastilo respecto de las otras dos especies del género, (8) molares superiores sin el cingulo labial que se distingue en *P. arenalesi*, (9) cingulo mesial del M1 extendido, rodeando lingualmente la base del protocono, al igual que en *P. secundus* y diferente de *P. arenalesi*, (10) p2-p4 con una marcada cresta distolabial (aquí referida como cresta del protocónido), y (11) p3 con protocristida relativamente más larga que en las otras especies del género.

## Descripción

Dado que el holotipo es el único espécimen conocido para el taxón, la descripción se verá restringida exclusivamente a parte del paladar y de la dentición superior, y parte de la mandíbula y de la dentición inferior.

### Región palatal y dentición superior

El cráneo está muy deteriorado y solo es posible identificar parte del maxilar y premaxilar, aunque no es posible precisar nada respecto de su forma, a excepción de los forámenes incisivos que, como mencionaron García-López *et al.* (2017b), parecen ser pequeños. Si bien está muy deformado, el arco premaxilar parece ser en forma de “U” cerrada.

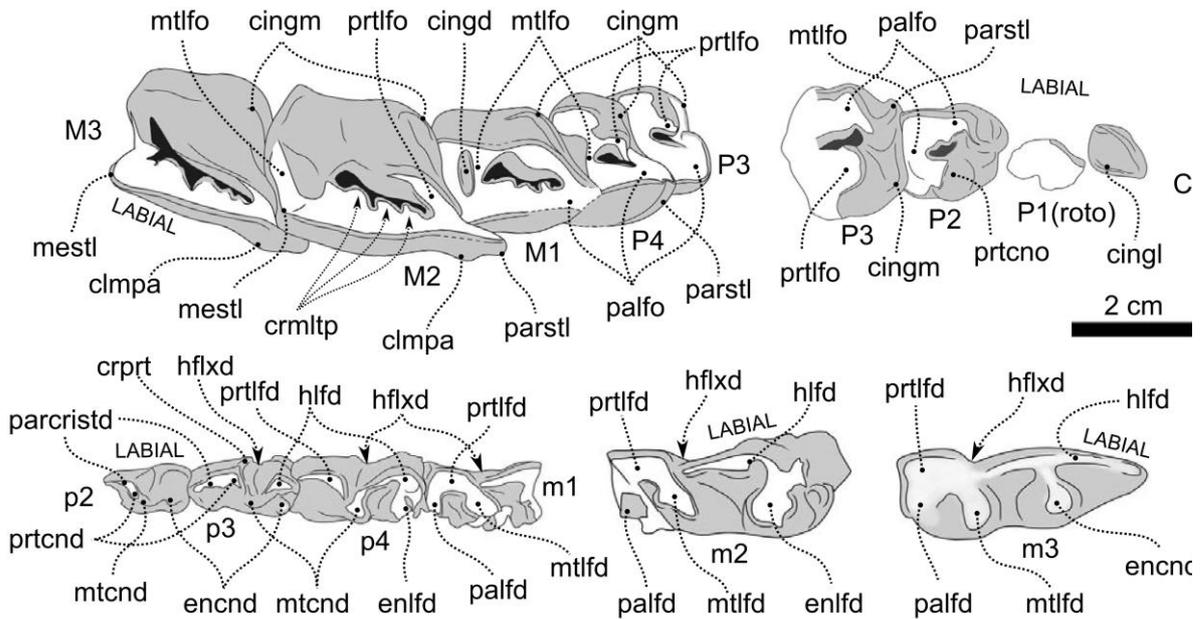
**Dentición-** El paladar conserva las series I1-M3 izquierda e I1-M2 derecha, aunque varias piezas están muy deterioradas. Los incisivos decrecen distalmente en tamaño, a diferencia de lo observado en *P. secundus*, quien presenta la particular

relación de tamaños  $I2 > I1 > I3$ . Además de ser el mayor de los incisivos, García-López *et al.* (2017b) describen al I1 como más cuadrangular que el I2 e I3 en vista labial (Fig. 4 en García-López *et al.*, [2017b]). La cara lingual es fuertemente cóncava y presenta un cingulo lingual notorio, mientras que la cara labial es bien convexa. Por su parte, el I2 e I3 presentan el cingulo lingual más acentuado y además un cingulo labial. El canino es incisiviforme y también presenta un cingulo lingual claramente identificable, y un suave cingulo labial.

Respecto de los premolares, nada se puede decir del P1 ya que está muy deteriorado. El P2 muestra un protocono que no se ha conectado con el paralofo, por lo cual el valle central permanece abierto mesiolingualmente. El cingulo distolingual que se observa tanto en *P. arenalesi* como en *P. secundus*, también se distingue claramente en *P. powelli*. El P3 es muy similar al P2, de mayor tamaño, y el paralofo casi llega a conectarse con el protocono. A nivel de la apertura mesiolingual del valle central se distingue claramente un cingulo mesial por delante de la base del protocono (Fig. 16). El parastilo es más notorio que en el P2. El P4 es el más grande de los premolares, y su aspecto es más molariforme. El protocono y el paralofo están conectados, cerrando el valle central y constituyendo la fosa central. García-López *et al.* (2017b) describen esta situación haciendo referencia a que el paracónulo se conecta con el protocono cerrando el valle central.

En cuanto a los molares, si bien responden claramente al patrón general que muestran las otras dos especies, se destaca el gran desarrollo mesio-distal del ectocono, principalmente a nivel del M2, el más grande de los molares. Este gran desarrollo se acentúa por la proyección mesiolabial del paralofo a través de un marcado parastilo, mucho más evidente que en *P. arenalesi* y *P. secundus* y fuertemente solapado sobre el M1. En el M1 se observa con claridad el característico cingulo distal por detrás del metalofo, que con el desgaste adquiere la forma de una foseta distal ovalada labio-lingualmente. En cuanto al cingulo mesial, rodea toda la base del protocono, a diferencia del M2 y del M3 en los que está restringido al margen mesial. El protocono está conectado con el paralofo, mientras que apenas se conecta con el extremo lingual del metalofo transversal. Esto último no ocurre en el M2, por lo que el valle central está abierto lingualmente entre el hipocono y el protocono (Fig. 16). A diferencia de *P. arenalesi* y *P. secundus*, se observan tres proyecciones del ectocono (crestas) que invaden la fosa central. El M3 (en erupción o apenas emergido)

muestra un desgaste mucho menor que el del resto de los molares. El parastilo está menos desarrollado que en el M2, como así también el metastilo. A diferencia del M1 y del M2, se observan varias crestas que invaden la fosa central a partir del ectolofio. El protocono es de base amplia pero su cúspide es crestada, diferencia que sin embargo, al igual que el resto de sus particularidades oclusales, probablemente responden a su menor desgaste (Fig. 16).



**Fig. 16:** dentición superior de *Pampahippus powelli*. Dibujos tomados y editados de García-López *et al.* (2017b).

### Mandíbula y dentición inferior

Los restos mandibulares consisten en un fragmento de hemimandíbula derecha muy deteriorada. En cuanto a su forma general, García-López *et al.* (2017b) mencionaron un limitado espacio retromolar (que asociaron al temprano estadio ontogenético del individuo) y una cresta prominente sobre la cara medial, correspondiente al proceso posterointerno mencionado para *P. secundus*. La mandíbula presenta toda la dentición, aunque algunas piezas están muy deterioradas (Fig. 6 en García-López *et al.*, [2017b]).

**Dentición-** Los incisivos solo se pueden apreciar en base a un molde natural y no parecen presentar características particularmente relevantes. El canino y el p1 no se han preservado. El resto de los premolares muestran una morfología ampliamente

coincidente con lo mencionado para las otras dos especies del género, aunque con algunas diferencias que García-López *et al.* (2017b) asocian al mayor desarrollo mesio-distal de los premolares. El trigónido es crestado, conformado por una crístida que conecta el protocónido con el metacónido siendo éste último el punto más elevado de la cresta. Mesialmente, la crístida se proyecta a partir de la zona del protocónido constituyendo lo que probablemente sea una paracrístida. En el caso del p3, además de ser notablemente más grande que el p2, la paracrístida tiene un desarrollo fuertemente mesio-distal, y se distingue una marcada cresta distolabial por delante del hipofléxido. Respecto del talónido, el hipocónido del p3 muestra algo más de desgaste esbozando un hipolófido, y se observa con claridad el entocónido bunoide característico del género (Fig. 16). El p4 es notablemente más grande que el p3, el protocónido está más desgastado y comienza a adquirir aspecto de lófido, como así también el metacónido. Aunque no se aprecia claramente en la figura, la paracrístida (proyectada mesialmente a partir del protolófido) se continúa con el extremo mesiolingual del cingúlido mesiolingual. Si bien el talónido está algo deteriorado, se observa un hipolófido más desarrollado y coalescente con el entolófido (derivado del desgaste del entocónido) que aún así deja ver su aspecto bunoide.

En los molares el trigónido es mucho más pequeño que el talónido (a diferencia de los premolares en los cuales son de similar tamaño o incluso el trigónido es más grande que el talónido). Se distinguen con claridad el paralófido, protolófido y metalófido, este último oblicuo, y todos ellos se conectan. Lingualmente, un marcado fléxido separa el metalófido del paralófido. Si bien el talónido del m1 está parcialmente conservado, se puede distinguir el extremo mesial del hipolófido y el entolófido derivado del entocónido. Esto se aprecia mucho más claramente en el m2, de mayor tamaño. Por su parte, el metalófido del m2 muestra una proyección mesial a nivel del extremo lingual, probablemente correspondiente a la fusión con la “cúspide accesoria”, al igual que lo mencionado para las otras especies de *Pampahippus* y para varios “*Isotemnidae*”. Finalmente, el m3 muestra un aspecto típico, con los tres lófididos del trigónido bien notorios y un fuerte fléxido lingual que separa el paralófido del metalófido. A diferencia del m2, el extremo mesial del hipolófido se ha fusionado con el trigónido. Al igual que en el m2, el entolófido también muestra una conexión con el hipolófido, aunque se observa claramente la base aproximadamente circular de la cúspide original (Fig. 16).

#### 4.2.2 - *Plexotemnus* Ameghino, 1904

**Especie tipo:** *Plexotemnus complicatissimus* Ameghino, 1904.

**Taxones incluidos:** género monotípico.

**Distribución geográfica y estratigráfica:** ver distribución de la única especie del género.

**Diagnosis**– Ver diagnosis de la única especie del género.

#### *PLEXOTEMNUS COMPLICATISSIMUS* Ameghino, 1904

**Holotipo:** MACN A 551 (fragmento de maxilar derecho con P4-M3, fragmento de maxilar izquierdo con M2-3, fragmento mandibular derecho con p4-m3 [m3 roto], y porción mandibular izquierda con m3).

**Especímenes incluidos:** el holotipo es el único espécimen descrito.

**Procedencia geográfica:** Gran Barranca (barranca sur del lago Colhue-Huapi, Dpto. Escalante, provincia de Chubut, Argentina).

**Procedencia estratigráfica**<sup>3</sup>: Niveles casamayorenses (Eoceno medio) de la Formación Sarmiento (Barranquense de acuerdo a Dunn *et al.*, 2013).

**Diagnosis revisada**– La especie se reconoce por la siguiente combinación de caracteres: (1) parastilo bien marcado en premolares y molares por delante de la columna del paracono, similar a lo descrito para *Pampahippus*, (2) cíngulo distal en premolares superiores (al menos en el P4) extendido mesiolingualmente hasta alcanzar el extremo distal de la base del protocono, (3) numerosas proyecciones del ectolofo que originan un patrón de crestas múltiples más numerosas y penetrantes que en *Pampahippus*, (4) ausencia del cíngulo labial bajo observado en los premolares y molares superiores de *Pampahippus arenalesi*, (5) cíngulo mesiolingual del M1 restringido al margen mesial de la base del protofofo, similar a lo mencionado para *P. arenalesi* y diferente de *P. secundus* y *P. powelli*, en los que el cíngulo rodea toda la base del protofofo, (6) fuerte cíngulo distal en los molares superiores, más desarrollado que en las especies de *Pampahippus*, principalmente a nivel del M2, (7)

---

<sup>3</sup> Si bien los datos de procedencia geográfica y bioestratigráfica son imprecisos en la publicación original, Simpson (1967b) indicó la ubicación de varias de las “localidades de Ameghino”, como así también los nombres con los que él se refería a dichas localidades. Además, precisó los pisos a los cuáles él homologaba los niveles de procedencia de numerosos especímenes tipo, no siempre claramente referidas por Ameghino en sus publicaciones.

estructura general de los molares inferiores muy similar a la de *Pampahippus*, siendo el talónido del m2 proporcionalmente más ancho y con el hipolófido más curvo, de manera tal que el extremo distal es casi paralelo al entolófido, (8) cúspide accesoria en posición mesiolingual respecto del metalófido, característica común entre los “Isotemnidae” y compartida con *Pampahippus*, (9) entocónido menos bunoide en comparación con *Pampahippus*, aunque constituye una característica susceptible de variar con el desgaste (no se puede evaluar en otros especímenes ya que la especie se conoce sólo a partir del holotipo), y (10) ausencia de cingúlido labial en premolares y molares, similar a lo observado en *P. secundus* y diferente de lo mencionado para *P. arenalesi* (presente en premolares y molares) y *P. powelli* (presente solo en los premolares).

## Descripción

Como se mencionó, la especie se conoce exclusivamente por los fragmentos de maxilar y mandíbula (con parte de la dentición) correspondientes al holotipo (Figs. 11 A y 12 A).

### Dentición superior

El espécimen conserva las series P4-M3 derechos, M2-3 izquierdos, p4-m3 derechos (m3 roto), y m3 izquierdo. Desde un punto de vista general, su dentición es braquiodonte, y como se evidencia en la diagnosis, presenta una gran similitud con la dentición de *Pampahippus* (especialmente con *P. arenalesi*). Lamentablemente no se han conservado piezas de la dentición anterior, lo cual permitiría una confrontación mucho más precisa tanto con los “Isotemnidae” como con los “Notohippidae” basales.

Respecto de los premolares, solo se conoce (de manera parcial) el P4. Si bien falta una pequeña porción (la cara mesial de la pieza), su contorno es aproximadamente cuadrangular, con el diámetro labio-lingual mucho mayor que el mesio-distal. La columna del paracono está bien marcada, por delante de la cual se observa parte del parastilo (Fig. 11 A). La fosa central está abierta mesialmente, al igual que en *Pampahippus*. El protolofo se conecta distalmente con un metalofo transversal, y un fuerte cingulo bajo rodea distolingualmente la pieza. Alrededor de la base del protolofo se observa parte del cingulo mesiolingual. Al igual que en

*Pampahippus*, el metalofo se conecta con la proyección distal del paralofo conformando un ancho ectofo, cuyo margen lingual ya muestra a nivel del P4 el patrón de crestas múltiples (en el P4 de *Pampahippus* está apenas insinuado). El metalofo presenta una constricción por detrás de la fosa central que podría indicar la presencia de un cingulo distal. Sin embargo, su estrecho contacto con el M1 y el desgaste impiden aseverarlo (Fig. 11 A).

Los molares son mucho más grandes que los premolares, de contorno trapezoidal (M1 y M2) y triangular en el caso del M3. La principal diferencia respecto de los molares de *Pampahippus* radica en el mayor número y desarrollo de las crestas que se proyectan a partir del ectofo. Por otra parte, el cingulo distal está más desarrollado, claramente visible en el M2 y el M3, y evidenciado a través de la foseta distal en el M1 (Fig. 11 A). Otra diferencia respecto de *Pampahippus arenalesi* es que el cingulo mesiolingual está restringido, en los tres molares, al margen anterior de la base del protocono. En el M2 se observa con claridad una foseta a nivel del ectofo, que por su ubicación corresponde probablemente a la foseta posterolabial. A diferencia del M1, el protofo del M2 es menos masivo, y en el estado de desgaste que presenta el material, no se ha contactado aún con el metalofo (la fosa central está abierta lingualmente) (Fig. 11 A). Lamentablemente la existencia de un único espécimen asignado al taxón impide apreciar la variabilidad morfológica asociada al desgaste.

El hipocono del M3 es apenas distinguible y se conecta con el ectofo constituyendo un metalofo muy delgado (casi una cresta). Por detrás del delgado metalofo se observa el cingulo distal, muy próximo a la base de la corona. Al igual que en *Pampahippus*, la amplia base del protocono acentúa su aspecto triangular en vista oclusal. Aunque menos evidentes que en el M1 y el M2, las múltiples proyecciones del ectofo también se distinguen con claridad en el M3. Tanto en el M2 como en el M3, la superficie lingual presenta una serie de estriaciones más acentuadas hacia la base de la corona, algo que también se observa (aunque en menor grado) en *Pampahippus arenalesi*. Por su parte, el protofo también es muy delgado, constituyendo casi una cresta oblicua que se conecta con el paralofo (Fig. 11 A).

## Dentición inferior

El holotipo solo conserva la serie p4-m3 (m3 roto) derechos y un m3 completo izquierdo (Fig. 12 A). Similar a lo mencionado para *Pampahippus*, *Plexotemnus complicatissimus* muestra un patrón morfológico “intermedio” entre cúspides y lófos típicos. En términos generales, la dentición inferior es extremadamente similar a la de *P. arenalesi*. Quizás una de las pocas diferencias radica en el p4 (el único premolar preservado en *P. complicatissimus*) y consiste en la ausencia del cingúlido lingual mencionado para *Pampahippus*. Sin embargo, incluso en *Pampahippus*, la expresión de los cingúlidos muestra cierta variabilidad. La otra diferencia se da a nivel del entocónido bunoide. Si bien está presente en ambos géneros, en el p4 de *Plexotemnus* es levemente alargado labiolingualmente, a diferencia de lo observado en *Pampahippus*, en el cual parece ser de base aproximadamente circular. Lejos de ser diferencias claras, se trata de elementos muy sutiles que solo complementan las diferencias mencionadas en la dentición superior, y que deberán confirmarse en la medida en que eventualmente nuevos especímenes enriquezcan el registro fósil del taxón. El resto de la morfología del p4 es ampliamente coincidente con la de *P. arenalesi* (Fig. 12 A y B).

El m1 es más pequeño que el m2, principalmente por su menor diámetro labiolingual a nivel del talónido. Al igual que en *Pampahippus*, el protolófido se proyecta lingualmente conectándose con la zona del paracono y conformando un paralófido más robusto que la crístida mencionada para *Pampahippus*. El metalófido es oblicuo y también está precedido por una cúspide accesoria (Fig. 12 A). El hipolófido presenta forma de coma, pero a diferencia de *Pampahippus*, el extremo distal es más curvo, “en forma de arco casi perfecto” (Ameghino, 1904). Lingualmente respecto del hipolófido se observa el característico entocónido, que en los molares es menos bunoide y adquiere la forma de un lófido. Entre el margen distal del metalófido y el margen mesial del entolófido queda definido un amplio valle abierto lingualmente, aunque menos amplio que en el caso de *P. arenalesi* (Fig. 12 A).

El m2 es de mayor tamaño, y si bien su morfología oclusal es muy similar a la del m1, los lófidios son más delgados producto de su menor desgaste por erupcionar más tarde. Por este mismo motivo, el hipofléxido del m2 alcanza el valle lingual, separando de manera más notoria el talónido del trigónido. Es probable que en estados de

desgaste más avanzados, el hipolófido se conecte con el metalófido, como se observa en el m1. A diferencia del espécimen PVL 4192 de *P. arenalesi*, no se observa el conúlido en el extremo lingual del valle que queda definido entre el metalófido y el entolófido, pero sí se observa un conúlido de tamaño similar, muy próximo al extremo mesial del hipolófido (Fig. 12 A). Es difícil evaluar la utilidad de estas estructuras desde un punto de vista diagnóstico debido al ya mencionado inconveniente de que el taxón está representado solo por el holotipo.

En el caso del m3, el diámetro labio-lingual a nivel del trigónido es bastante mayor que a nivel del talónido. A diferencia del m1 y del m2, casi no presenta desgaste, por lo cual los lófidos se aprecian como crestas cuya cubierta de esmalte no deja ver aún la dentina subyacente. Tanto la cúspide accesoria por delante del metalófido como el pequeño conúlido a nivel del valle meta-entolófido están presentes en el m3. A diferencia de los otros molares, el hipolófido es más recto mesialmente y se curva de manera abrupta en su extremo distal en forma de gancho. Estas apreciaciones probablemente varíen en función del desgaste, motivo por el cual no han sido mencionadas en la diagnosis. En la medida en que eventualmente se enriquezca el registro para este taxón, se podrá evaluar la variabilidad intraespecífica, y por lo tanto, su valor diagnóstico.

#### 4.2.3 – *Puelia* Roth, 1902

**Especie tipo:** *Puelia plicata* Roth, 1902.

**Taxones incluidos:** *Puelia plicata* Roth, 1902, *Puelia sigma* (Ameghino, 1901) Bond y López, 1993, *Puelia coarctatus* (Ameghino, 1901) Bond y López, 1993. Originalmente, Ameghino describió a estas dos últimas especies como especies del género *Trimerostephanos* Ameghino, 1894. Sin embargo, Bond y López (1993) las consideraron especies pertenecientes al género *Puelia* (estableciendo una nueva combinación de género y especie), aunque más tarde López *et al.* (2010) mencionaron que *Puelia sigma* podría representar un sinónimo de *Puelia plicata*.

**Distribución geográfica y estratigráfica:** solo se conocen restos provenientes del centro-oeste (Gran Hondonada y Laguna del Mate, Dpto. Tehuelches) y sureste (Sierra Talquino, Cerro del Humo y Gran Barranca, Dpto. Sarmiento) de Chubut, asociados a

niveles mustersenses y tinguiririquenses de la Formación Sarmiento (López *et al.*, 2010)

**Diagnosis ampliada:** no existe en la bibliografía una diagnosis para el género, ya que al momento de ser definido por Roth (1902), solo se proveyó la diagnosis para la especie *P. plicata*. Sin embargo, a partir de los especímenes examinados, se puede caracterizar al género por la siguiente combinación de caracteres: (1) dentición braquiodonte, (2) molares con crestas múltiples definidas por proyecciones labiales de la fosa central (aunque no puede ser apreciado en piezas con desgaste avanzado), similar (aunque en menor grado) al patrón de crestas múltiples de *Plexotemnus*, (3) protofofo incompleto en premolares producto de la apertura mesiolingual de la fosa central (aunque se cierra en estados avanzados de desgaste), diferente del “protocono bunoides” descrito para *Pampahippus*, (4) premolares y molares con el parastilo bien marcado por delante de la columna del paracono (*paracone ridge*) similar a lo descrito para *Pampahippus* y *Plexotemnus* (este “doble pliegue” es mucho menos acentuado en estados avanzados de desgaste), (5) fuerte cíngulo mesiolingual hacia la base de la corona en premolares y molares superiores (similar a lo observado en *Pampahippus* y *Plexotemnus*) que da el aspecto de un abultado protofofo cuando el desgaste supera el nivel del cíngulo, (6) diámetro labio-lingual del M1 y M2 mayor que el diámetro mesio-distal, a diferencia de lo observado en *Eomorphippus* (ver más adelante), (7) metalófido de los molares inferiores curvado distalmente en su extremo distolingual, aunque poco evidente en estados avanzados de desgaste, (8) paralófido reducido en los molares inferiores (al menos en el m1) y separado del metalófido por un pequeño fléxido, aunque en estados de desgaste avanzado pueden fusionarse simplificando la morfología oclusal del trigónido, y (9) fléxido meta-entolófido y ento-hipolófido (*meta-entoconid* y *ento-hypoconid fold* de acuerdo a Madden [1990]) en los molares (y posiblemente p3 y p4), aunque susceptible de ser atenuado por el desgaste.

Es probable que una dentición completa y cerrada sea otro elemento diagnóstico, así como la presencia de incisivos y caninos incisiviformes. Lamentablemente, solo el excepcional espécimen MLP 67-II-27-27 preserva la dentición superior completa, aunque muy desgastada. Este podría ser un elemento no menor, ya que las principales diferencias respecto de algunos “Isotemnidae” (además de aspectos cuestionables como el tamaño), parecen estar en la dentición anterior. La

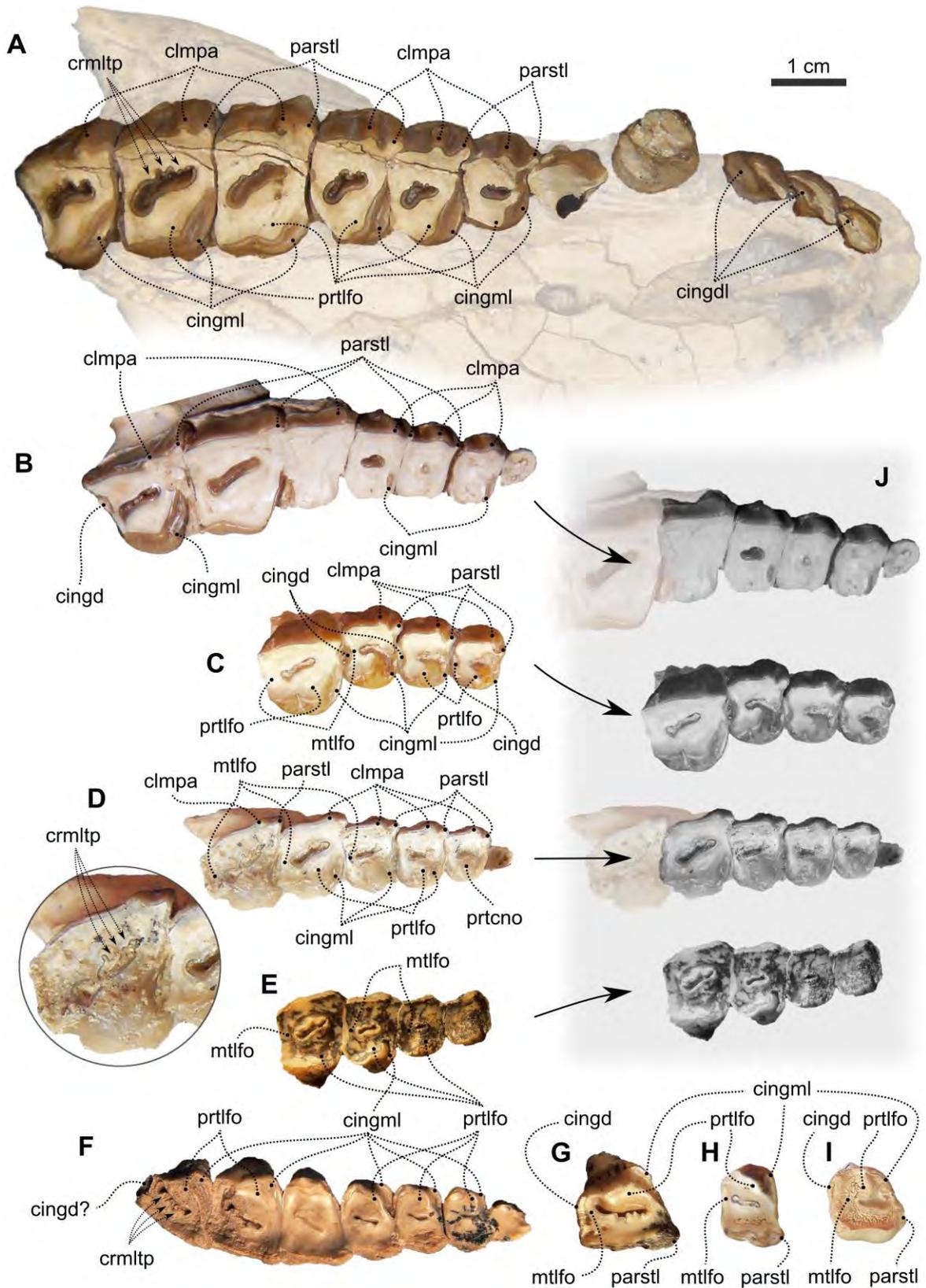
figura 17 muestra las series molares y premolares de diferentes especímenes del género *Puelia* y del “Isotemnidae” *Pleurostylodon modicus* (AMNH FM 28646) donde se observa que varios de los elementos diagnósticos mencionados para *Puelia* también están presentes en los molares y premolares de *Pleurostylodon*. Sin embargo, el gran canino, la morfología de los incisivos y la morfología general del morro son bien diferentes tanto de MLP 67-II-27-27 como de los “Notohippidae” en general.

Producto de la poco consensuada sistemática del género, se ha preferido hacer primero una descripción comparada de los especímenes (muchos de ellos sin asignación específica) y luego mencionar los aspectos sistemáticos de rigor de cada especie. De esta manera se facilitará la fundamentación de algunas consideraciones referidas a las dificultades que se presentaron al momento de reconocer elementos diagnósticos a nivel específico.

## Descripción

La siguiente descripción está basada en los especímenes examinados y en aquellos debidamente registrados en la bibliografía, evitando tomar elementos de descripciones ambiguas y/o poco respaldadas por material gráfico. El espécimen más completo conocido para el género es MLP 67-II-27-27 (Fig. 18), referido como *Puelia* sp. por Gabbert (2004) y Billet *et al.* (2011), y como *Puelia coarctatus* por Bond y Deschamps (2010). Se trata de un cráneo muy completo y sin deformaciones (aunque algunas partes están reconstruidas) con toda la dentición superior con un evidente grado de desgaste. Similar a lo observado en los otros géneros predeseadenses, las tres especies actualmente agrupadas bajo el género *Puelia* se caracterizan por una dentición braquiodonte. En el caso de MLP 67-II-27-27, una de las más evidentes diferencias que presenta respecto del resto de los “Notohippidae” es el marcado ensanchamiento del morro producto de un arco premaxilar bien cerrado, un paladar corto y ancho en su base, y un gran tamaño (en vista oclusal) de los molares, lo cual implica una expansión de los maxilares por debajo de la raíz anterior del arco cigomático para poder contenerlos (Fig. 18). Esta particularidad modifica sus proporciones craneanas generales, particularmente en vista ventral, siendo su paladar más corto en relación al largo del neuro- y basicráneo en comparación con otros “Notohippidae”. En vista lateral, la línea dorsal media es recta desde el extremo

anterior de los nasales hasta la altura de la constricción postorbital, y levemente convexa entre ésta y la cresta nugal.



**Fig. 17:** dentición superior de *Pleurostylodon modicus* (A) y *Puelia* sp. (B-I). A: AMNH

FM 28646; B: MLP 67-II-27-27; C: MPEF PV 1010; D: MPEF PV 3167, E: MLP 12-1583; F: MLP 12-1524; G: MLP 12-1544; H, I: MPEF PV 1587.

## Región nasofacial y neurocraneana dorsal

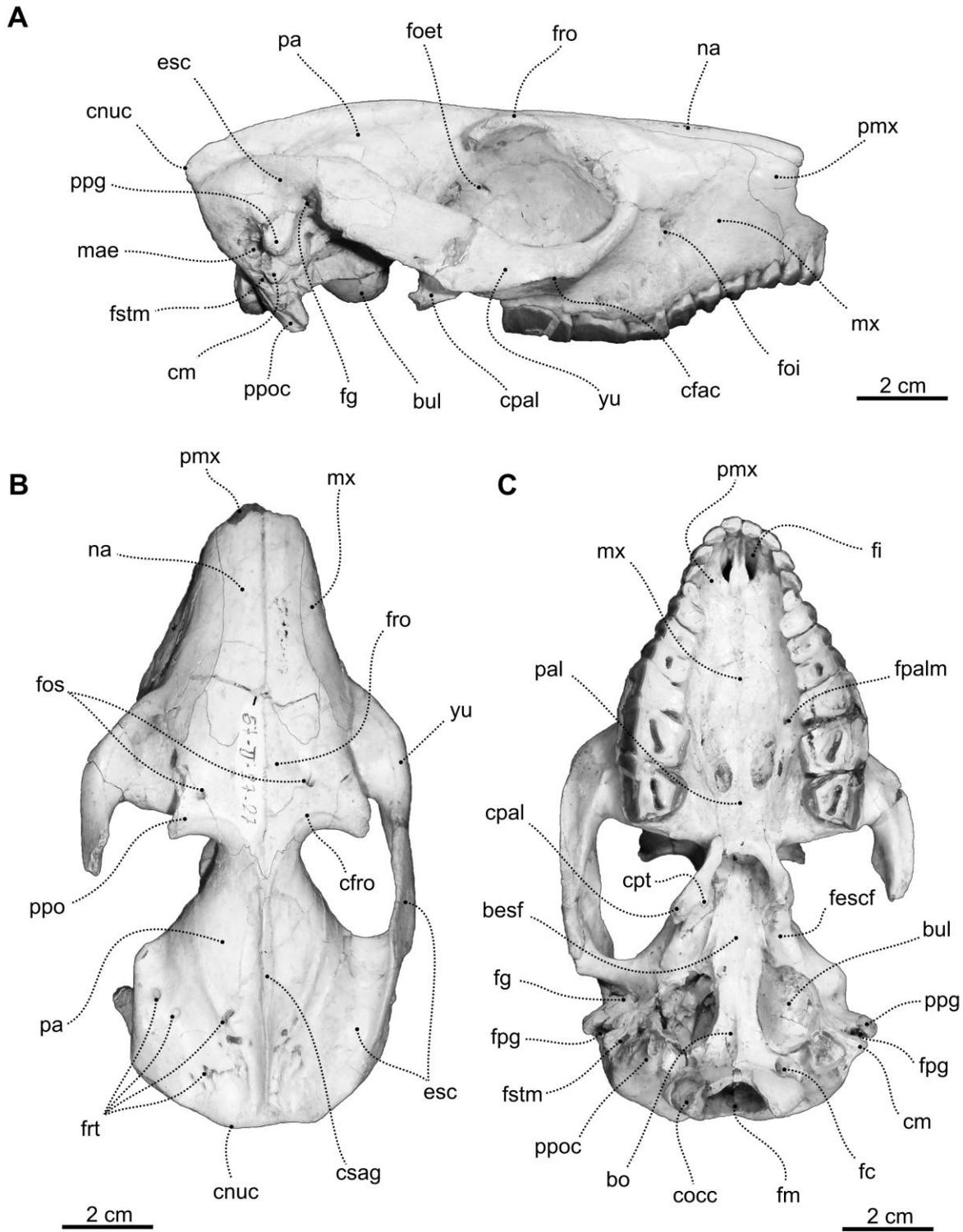
Por su excelente preservación y por ser el ejemplar más completo, la mayoría de los aspectos morfológicos que se mencionarán se refieren al espécimen MLP 67-II-27-27. Las observaciones complementarias y comparaciones con otros especímenes (mucho más fragmentarios) serán aclaradas de manera específica.

Los premaxilares constituyen la base y paredes laterales de la apertura nasal. En vista lateral, la sutura premaxilo-maxilar acompaña la forma del margen anterior del premaxilar, desde el contacto de los alveolos del I3 y el C hasta el margen lateral del nasal (el contacto premaxilo-nasal es bien amplio). Los nasales son más anchos que en el resto de los “Notohippidae” y presentan una marcada constricción a nivel del P3. Su ancho máximo se registra justo por delante del contacto con los frontales. Su extremo posterior se extiende más allá del margen anterior de las órbitas y están separados por proyecciones de los frontales que se introducen a modo de cuña entre los nasales, de manera tal que la sutura naso-frontal exhibe un trayecto en forma de W (Fig. 18 A y B).

Los maxilares constituyen gran parte del morro, casi la totalidad de las paredes de la cavidad nasal y gran parte del paladar secundario. Por delante de la órbita y a la altura del P4 se observa el foramen infraorbital, de sección aproximadamente circular y orientado hacia adelante (Fig. 18 A). Esto no solo se aprecia en el espécimen MLP 67-II-27-27 sino también en MLP 12-1583 (*Puelia plicata*) y MPEF PV 3167 (considerado aquí como *Puelia* cf. *P. plicata*, por comparación directa con el espécimen MLP 12-1583 del hipodigma). Constituye la apertura facial del canal infraorbital a través del cual se abre paso el nervio y arteria infraorbitales. La apertura posterior del canal infraorbital se sitúa en el extremo anterior de la cavidad de la órbita, algo que solo puede observarse en MLP 67-II-27-27.

Los frontales son relativamente cortos, planos y lateralmente proyectados mediante los procesos postorbitales, los cuales están perforados por los canales supraorbitales, pasaje del nervio y vasos supraorbitales. La apertura ventral de este canal se ubica dentro de la cavidad de la órbita, cerca de la base de los procesos

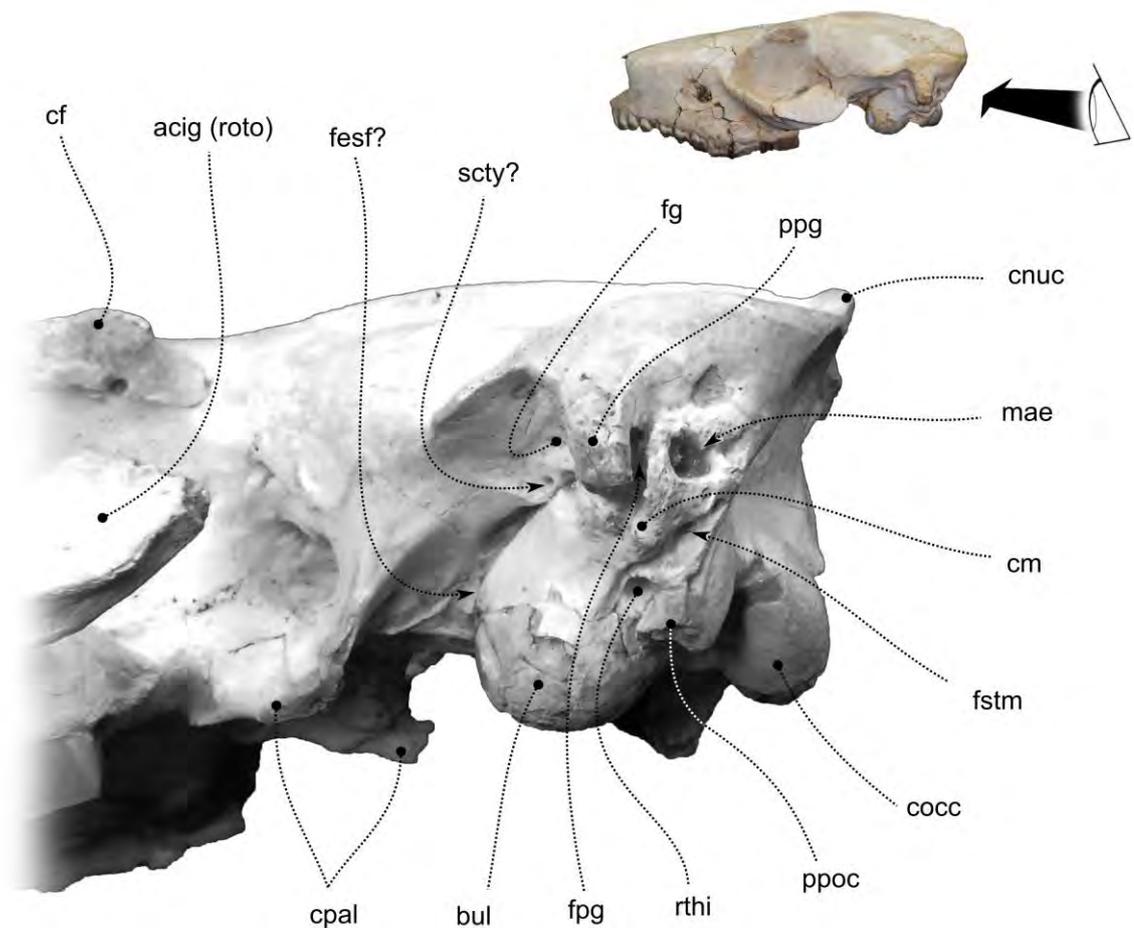
postorbitales. Desde el extremo de estos procesos se originan las crestas frontales, las cuales se curvan posteromedialmente y confluyen para constituir la cresta sagital. Por detrás de los procesos postorbitales se distingue una marcada constricción postorbital, a nivel de la sutura fronto-parietal (Fig. 18 B).



**Fig. 18:** espécimen MLP 67-II-27-27 (*Puelia* sp.) en vista lateral, dorsal y ventral.

Los parietales son anchos, levemente convexos en su extremo anterior, y muy angostos en su extremo posterior. A nivel de la sutura escamoso-parietal se distinguen una serie de forámenes vasculares, probablemente asociados al seno temporal o al seno transverso. Esto se infiere en base a lo observado en especímenes tomografiados de otros “Notohippidae” (*Rhynchippus equinus*, *R. pumilus*, *Mendozahippus fierensis* y *Eurygenium latirostris*), en los cuales se aprecian forámenes vasculares en esa región que se conectan intracranealmente con el seno venoso temporal (éstas y otras inferencias relacionadas a elementos vasculares serán retomadas en la sección 5). Posteriormente, y puesto que la presencia de interparietales sería una condición generalizada para los Notoungulata (MacPhee, 2014), la ausencia de suturas que evidencien la presencia de estos elementos puede deberse a su temprana fusión durante la ontogenia (Fig. 18 B).

Posteroventralmente, los parietales están limitados por el escamoso, cuya porción posterior (porción escamosa propiamente dicha) forma gran parte de la pared lateral del cráneo. Como es característico para los notoungulados, el escamoso es el elemento óseo que constituye la teca epitimpánica (“*epitympanic theca*”), término propuesto por MacPhee (2014) para referirse a la lámina ósea que encierra los senos epitimpánicos. Además de formar parte de la pared lateral del cráneo, el escamoso se proyecta anteriormente a través de los procesos cigomáticos hasta alcanzar el yugal. Los arcos cigomáticos son ascendentes en sentido antero-posterior, de manera tal que la fosa glenoidea queda situada por encima del piso de la órbita (Fig. 18 A). Son comprimidos lateralmente y su borde dorsal es agudo, definiendo una cresta cigomática que parece continuarse posteriormente con la cresta nugal (el material está algo reconstruido en esa región por lo cual resulta difícil precisarlo). La fosa glenoidea es profunda y bien notoria. El margen posterior está delimitado por el proceso retroarticular o postglenoideo, bien definido y claramente separado de la cresta meatal (timpánico), a diferencia del resto de los “Notohippidae” en los cuales estas estructuras están en estrecho contacto (Figs. 18 A y 19). Entre el proceso postglenoideo y la cresta meatal se observa con claridad el foramen postglenoideo, pasaje de la vena emisaria capsuloparietal (o postglenoidea).



**Fig. 19:** región posterior del cráneo de *Puelia* (MLP 67-II-27-27).

En vista dorsal, dos forámenes vasculares se distinguen a nivel de la raíz posterior de los arcos cigomáticos, y algunos más (aparentemente en número y disposición variable) a nivel de la sutura parieto-occipital (Fig. 18 B). Como en el caso de los forámenes sobre la sutura escamoso-parietal, estos forámenes están probablemente conectados (intracranealmente) con la cavidad para el seno temporal, y podrían también estar asociados con alguna derivación del sistema estapedial.

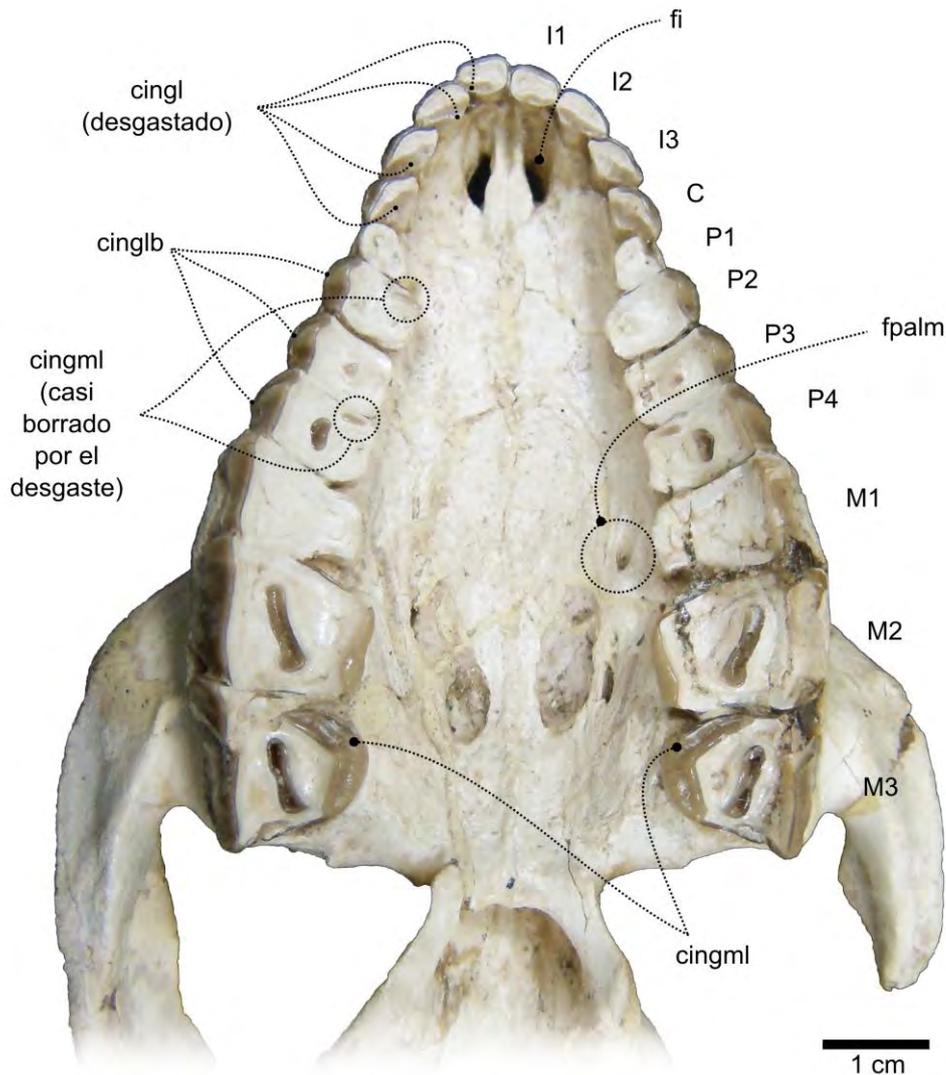
### Región palatal y dentición superior

Como se mencionó, la forma del morro, y más precisamente la del paladar, es particularmente diferente a la de otros “*Notohippidae*”. Presenta un arco premaxilar cerrado, pero a diferencia de otros taxones que también presentan esta característica, la serie dentaria diverge rápidamente en forma de “V” en vista ventral. Bien adelante

en el paladar y a nivel de la sutura premaxilo-maxilar, se observan dos grandes forámenes incisivos. Son de contorno ovalado, con su extremo posterior más agudo y separados anteriormente por un pequeño surco sobre la línea media (Figs. 18 C y 20). La apertura dorsal de los forámenes incisivos puede observarse sobre el piso de la cavidad nasal en vista anterodorsal.

La sutura maxilo-palatina no se aprecia en todo su recorrido. Corre en forma aproximadamente paralela a la serie molar, desde la base del paladar hasta el extremo distal del M1. A partir de ahí, su recorrido hacia la línea media no puede seguirse con precisión. A nivel del M1 se distinguen dos forámenes probablemente correspondientes a la apertura anterior de los canales palatinos mayores. Estos se abren hacia adelante (levemente divergentes) y se continúan a través de surcos que se extienden hasta la altura del extremo distal del P4 (también puede apreciarse en el espécimen MLP 12-1583 y parece observarse en MPEF PV 3167). La línea media se aprecia con claridad a lo largo de todo el paladar en MLP 67-II-27-27 y forma una pequeña cresta en su extremo posterior a nivel del palatino.

**Dentición** (Figs. 17 B y 20) – MLP 67-II-27-27 presenta la serie dentaria completa. Como se mencionó, la curvatura del arco premaxilar es cerrada y no presenta diastema. Los incisivos centrales son los más pequeños y crecen en tamaño distalmente hasta el I3, que es el mayor. En vista oclusal, el borde labial del I1 es plano y su contorno es aproximadamente triangular. A diferencia del I1, el borde labial del I2 es levemente curvo y su contorno es más elíptico. El I3 y el C son muy similares (incisiviformes), con un diámetro mesio-distal mucho mayor que el labio-lingual. Todos ellos (I1-C) presentan una foseta (alargada en el sentido del diámetro mayor de la pieza) que probablemente corresponde a restos de un amplio cóngulo distolingual que no puede apreciarse plenamente producto del desgaste (Fig. 20).



**Fig. 20:** vista palatal de *Puelia* sp. (MLP 67-II-27-27).

Los premolares son bien cuadrangulares en MLP 67-II-27-27, a excepción del P1 que parece más redondeado y mucho más pequeño (en vista lateral se aprecia que el P1 está desgastado casi hasta la raíz). En MPEF PV 1010 (*Puelia* sp., Fig. 17 C), MPEF PV 3167 (*Puelia* sp., Fig. 17 D), MLP 12-1583 (*Puelia plicata*, Fig. 17 E) y MLP 12-1524 (considerado aquí como *Puelia* cf. *P. plicata* por comparación con materiales del hipodigma, Fig. 17 F), los premolares también presentan un contorno bastante cuadrangular, quizás menos marcado debido a un menor estado de desgaste (sobre todo en el caso de MPEF PV 1010). Los P2-P4 muestran un cíngulo labial muy bajo, mucho menos notorio en MLP 12-1583 y MLP 12-1524, aunque en este último la cara labial está bastante deteriorada. Tampoco se distingue con claridad en el espécimen

MPEF PV 1587(C) (P4? de *Puelia* sp., Fig. 17 H). En los especímenes MPEF PV 1010 y MPEF PV 1587(D) (P2? de *Puelia* cf. *P. coarctatus*, Fig. 17 I), se observa claramente un cíngulo distal. Los premolares y molares presentan un parastilo bien marcado por delante de la columna del paracono, más marcado en MPEF PV 1010 y MPEF PV 3167, los cuales presentan un menor estado de desgaste. En vista lateral (labial), la columna del paracono constituye una cúspide que destaca en el perfil oclusal, notoriamente más acentuada en los premolares.

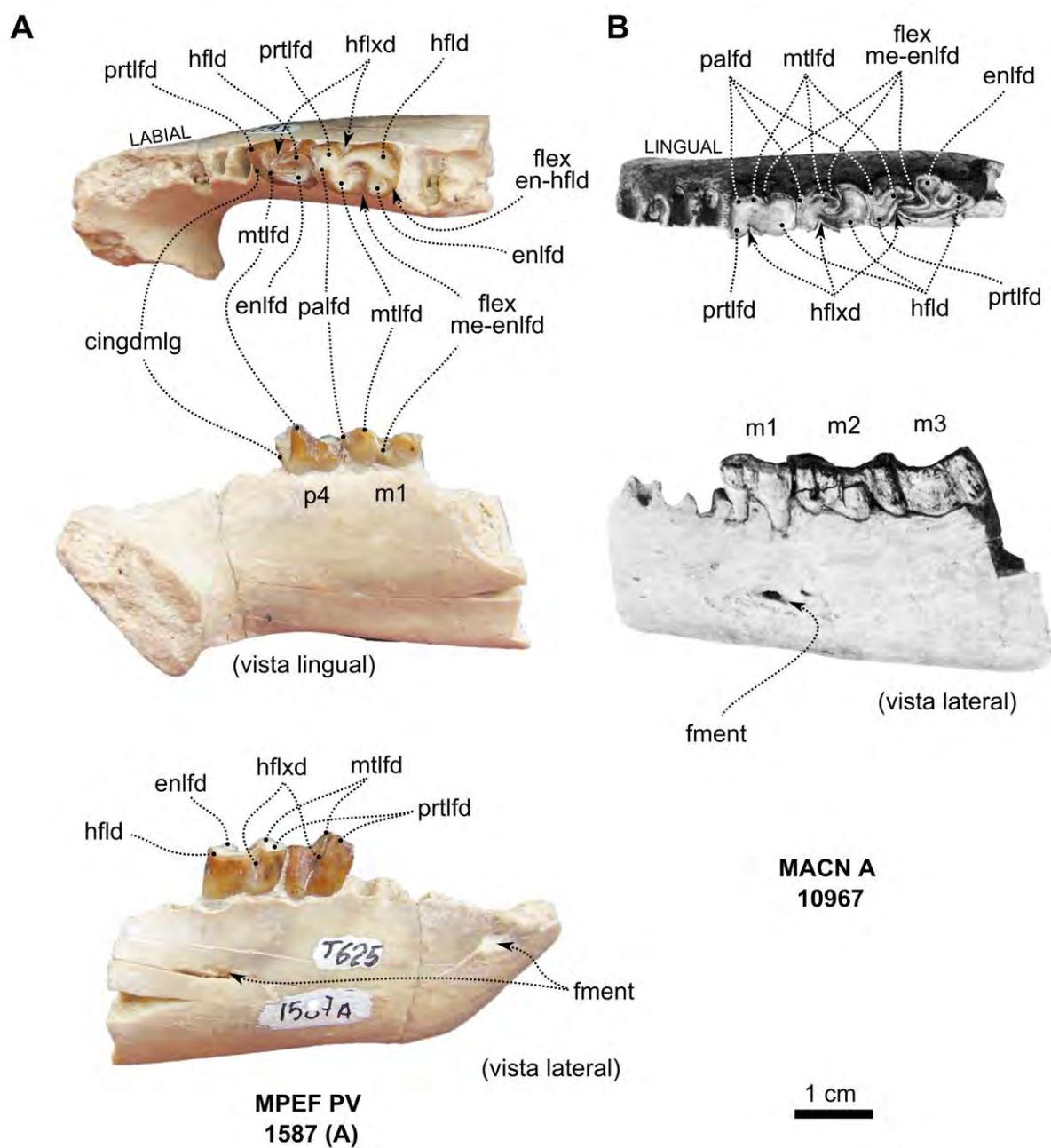
El diámetro mesio-distal es menor que el diámetro labio-lingual, tanto en los molares como en los premolares, aunque más evidente en estos últimos. Debido al desgaste, la fosa central está ausente en el P1-2 y M1 de MLP 67-II-27-27. Sí se aprecia en el P3-4, aunque muy reducida. En el M2-3 también está presente, aunque el desgaste ha borrado el patrón de crestas múltiples. Las proyecciones linguales del ectolofa que caracterizan este patrón sí pueden apreciarse “insinuadas” en el M1 de MPEF PV 1010 y MLP 12-1583, y con mucha más claridad en el M1-2 de MPEF PV 3167, M2-3 de MLP 12-1524 y M2? de MLP 52-XI-4-129 (*Puelia* sp.) (Fig. 17 D, F y G). En los especímenes que muestran menor desgaste, la fosa central se abre mesiolingualmente en el P2-4 (MPEF PV 1010), P2-3 (MPEF PV 3167) y P2 (MLP 12-1524). Tanto los premolares como los molares exhiben un notorio cíngulo mesiolingual, el cual se observa con mucha claridad en los especímenes con menor desgaste y de manera menos evidente en MLP 12-1583 y MLP 67-II-27-27. En este último, el desgaste es tal que solo se aprecia una pequeña foseta mesio-lingual (alargada transversalmente) en el P2 y P4, mientras que no quedan rastros del cíngulo en el P3. En el M1 tampoco se aprecia el cíngulo ya que el desgaste ha superado su altura, motivo por el cual se aprecia un protolofa sumamente abultado.

Los molares son bastante diferentes entre ellos, siendo el M2 el de mayor tamaño. El M1 es similar al P4, aunque sensiblemente más grande (sobre todo en MPEF PV 1010) (Fig. 17 C). Por su parte, el espécimen MLP 12-1524 exhibe un M1 cuyo contorno parece ser más triangular (Fig. 17 F), pero incluso la forma del contorno parece variar en función del desgaste. El M2, en cambio, presenta una forma trapezoidal típica de *Toxodontia*. En el espécimen MLP 52-XI-4-129 (M2?) (Fig. 17 G), se observa un cíngulo distal que no se aprecia con claridad en los especímenes MPEF PV 3167 y MLP 12-1524 por estar deteriorados en esa región. En MLP 67-II-27-27 (Fig. 17 A) y MLP 12-1524 (Fig. 17 F) (los únicos dos que lo poseen) el M3 es

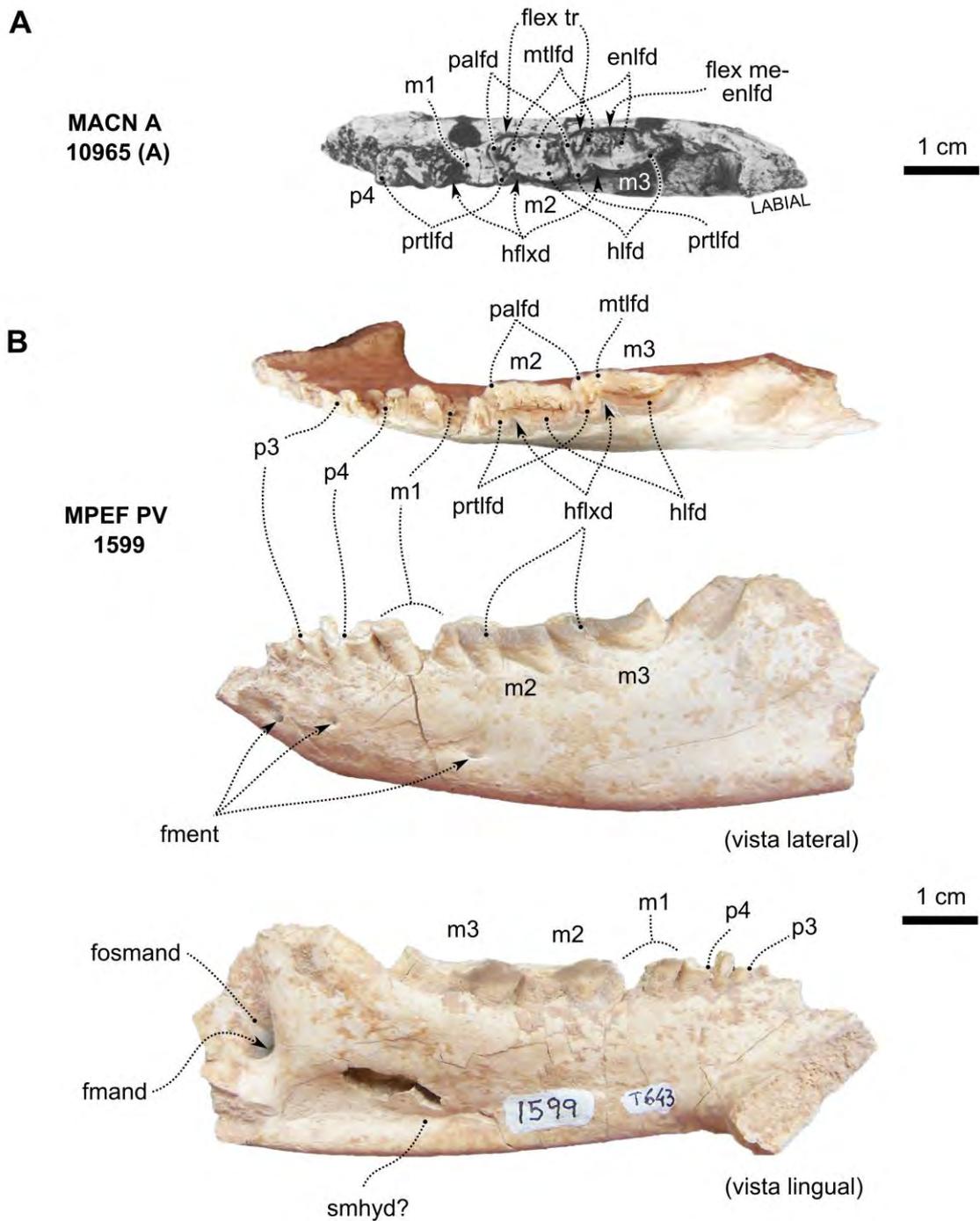
triangular, más pequeño que el M2. Presenta un gran cóngulo mesiolingual y un parastilo bien marcado, así como un protofo bien desarrollado. La fosa central (de tamaño y disposición similar a la del M2) muestra una incipiente proyección hacia la cara lingual, lo cual indica que en estados menos avanzados de desgaste, podría haber estado abierta lingualmente. Como se mencionó, en MLP 12-1524 se aprecia el patrón de crestas múltiples. En el espécimen MLP 67-II-27-27 se observa con claridad un cóngulo distal por detrás del metalofo. Este cóngulo también parece estar presente en MLP 12-1524, aunque al igual que en el caso del M2, el material está algo deteriorado en esa región.

### Mandíbula y dentición inferior

El registro fósil de la mandíbula de los representantes del género está dado por restos fragmentarios de la rama horizontal con algunas piezas dentarias (premolares y molares) (Figs. 21 y 22). Por este motivo, es difícil tener una idea de su contorno y de su robustez general. Solo se puede apreciar la profundidad de la misma, la cual resulta moderada a baja en el contexto de los "Notohippidae" (medidas provistas en el apéndice 10.2). En los especímenes MPEF PV 1587 (Fig. 21 A) y MPEF PV 1599 (Fig. 22 B) se aprecia la sínfisis, la cual está fusionada (no se distingue el contacto entre las hemimandíbulas). En vista dorsal, se extiende hasta la altura del alvéolo del p2/p3 en MPEF PV 1587 y hasta el p4 en MPEF PV 1599.



**Fig. 21:** mandíbula y dentición inferior *Puelia* sp. Fotografía de MACN A 10967 (extraviado), tomada y editada de Simpson (1967a).



**Fig. 22:** mandíbula y dentición *Puelia* cf. *P. coarctatus*. Fotografía de MACN A 10965A (extraviado), tomada y editada de Simpson (1967a).

En vista lateral, el borde ventral es apenas convexo. Tanto en MPEF PV 1587 como en MPEF PV 1599 se observan al menos dos forámenes mentonianos, uno de ellos aproximadamente a nivel del alveolo del canino, y el otro a nivel del extremo distal del m1. Estos se abren internamente al canal mandibular, pasaje del nervio

mandibular y vasos asociados. En el espécimen MPEF PV 1587 se observa el canal mandibular en corte transversal a nivel de la superficie de fractura de la hemimandíbula. En MPEF PV 1599 se distingue un foramen mentoniano extra a nivel del extremo distal del p3. En vista lingual, en la región posterior de la rama horizontal y hacia la base de la rama ascendente, se encuentra la fosa mandibular. En el extremo anterior de la fosa se distingue el foramen mandibular, el cual corresponde a la apertura del canal mandibular. En este mismo espécimen se observa una depresión (probablemente correspondiente al surco milohioideo) que recorre la rama horizontal paralelo a su borde ventral y que se acentúa distalmente (Fig. 22 B).

**Dentición-** Ninguno de los especímenes examinados conserva piezas de la dentición anterior. Sin embargo, los especímenes MPEF PV 1599 y 1587 permiten apreciar los alvéolos de los caninos e incisivos. Probablemente se trataría de piezas pequeñas (al menos de escaso desarrollo mesio-distal), ya que los alvéolos son estrechos y yuxtapuestos, sin espacio entre ellos. Por otra parte, la orientación de los alvéolos de los incisivos permite suponer que serían procumbentes, pero se no puede apreciar su morfología coronaria.

Lamentablemente algunos de los especímenes no pudieron ser hallados en sus repositorios (ver más adelante), y entre aquellos a los que se ha tenido acceso, solo MPEF PV 1587 y 1599 conservan premolares<sup>4</sup>. El p4? carece de paralófidio. El trigónido está representado por un protolófidio muy delgado en forma de una cresta, la cual se curva mesialmente en dirección lingual, disminuyendo abruptamente su altura. En el extremo mesiolingual se distingue un pequeño cingúlido. El metalófidio también se observa como una cresta que se proyecta a partir de protolófidio. El protolófidio y el metalófidio constituyen los puntos más altos de la morfología oclusal y sobresalen a modo de cúspides en vista labial y lingual respectivamente, a diferencia de los molares en los cuales el relieve oclusal es mucho más plano. A nivel del talónido se distinguen dos lófidios conectados distalmente, uno lingual y uno labial. El primero está conectado además con el metalófidio (anteriormente) y podría corresponder a un entolófidio incipiente o a una proyección distal del metalófidio, algo difícil de precisar siendo la única pieza disponible. El lófidio labial corresponde al

---

<sup>4</sup> El espécimen MPEF PV 1587 (A) corresponde a un fragmento de hemimandíbula derecha con dos piezas molariformes. Si bien la etiqueta de la colección indica que se trata del p2 y p3, en base a la comparación con el espécimen MACN A 10967 (tipo de *Puelia sigma*) y los alveolos de las piezas anteriores, son considerados aquí de manera tentativa como p4 y m1.

hipolófido. El trigónido y el talónido están separados labialmente por un marcado hipofléxido (Fig. 21 A). Los premolares del espécimen MPEF PV 1599 están totalmente deteriorados y solo conservan sus raíces (Fig. 22).

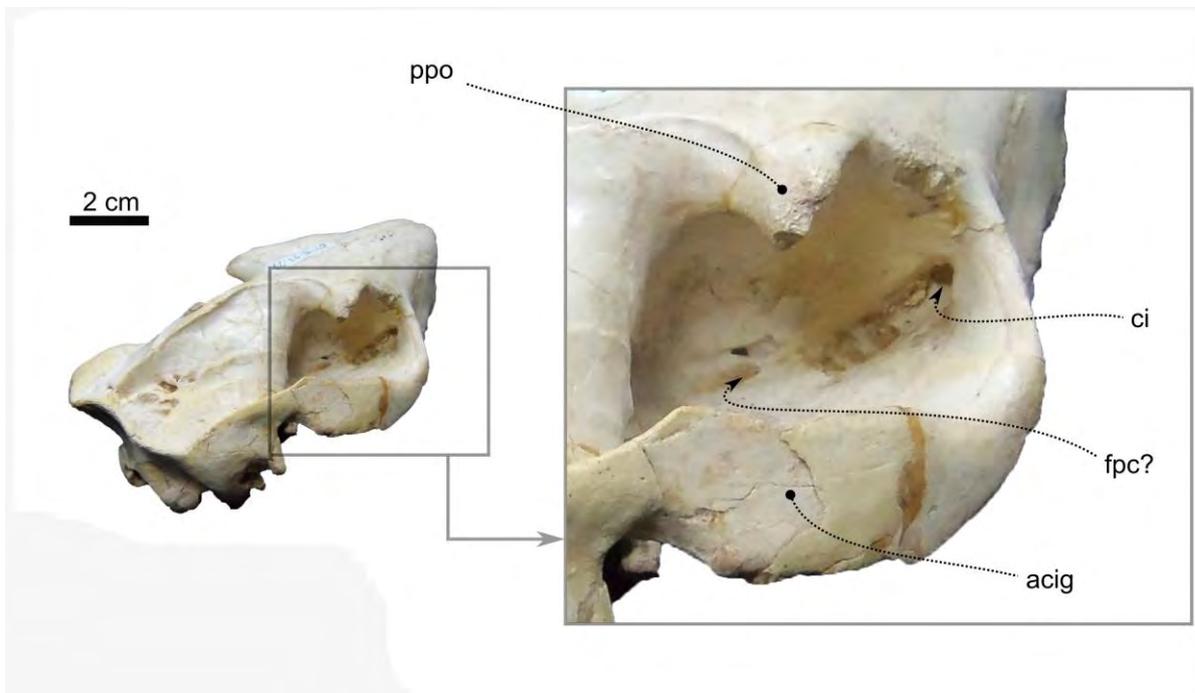
El m1 puede apreciarse en MPEF PV 1587, 1599 (aunque el talónido está roto), y los espécimen extraviados MACN A 10965A y 10967 (este último también examinado a partir de fotografías tomadas de Simpson [1967a]). El protolófido se distingue claramente, como así también un paralófido incipiente. El metalófido está más desarrollado, y como se ve en MACN A 10967, los tres lófidos se fusionan a medida que el desgaste avanza. El talónido está separado del trigónido por un marcado hipofléxido (labial) y un fléxido meta-entolófido (lingual). En el espécimen menos desgastado (MPEF PV 1587) se observa un entolófido bien desarrollado y un pequeño fléxido ento-hipolófido. En el caso de MACN A 10967, los detalles del talónido están borrados debido al desgaste, similar a lo que parece observarse (con dificultad) en MACN A 10965A (Figs. 21 y 22).

El m2 muestra una morfología muy similar al m1, excepto por su mayor tamaño y un mayor diámetro labio-lingual a nivel del talónido. No se distingue el fléxido ento-hipolófido, aunque no puede descartarse su presencia en estadíos de desgaste menos avanzados. En el espécimen MACN A 10965A se distingue un fléxido a nivel del trigónido, entre el paralófido y el metalófido. Lamentablemente, la morfología oclusal solo puede apreciarse en los especímenes extraviados, ya que en el espécimen MPEF PV 1599, el desgaste y el deterioro del material han borrado todo rastro de su morfología oclusal.

El m3 es sensiblemente más grande que el m2. En el espécimen MACN A 10967 se observa un trigónido con un protolófido y metalófido bien desarrollados, y un paralófido mucho más pequeño. Entre el paralófido y el metalófido se observa claramente un fléxido lingual (fléxido del trigónido). La forma del trigónido fue descrita por Ameghino (1901) como una "cresta oblicua, curvada en sus dos extremos en forma de S". El trigónido y el talónido están separados en este espécimen, ya que el hipofléxido se conecta con el fléxido ento-hipolófido (Fig. 21 B). Sin embargo, en MACN A 10965A (más desgastado) estos fléxidos no alcanzan a juntarse, de manera tal que el talónido sí se conecta con el trigónido (Fig. 22 A). En ambos especímenes se distingue el entolófido separado del hipolófido por un marcado fléxido ento-hipolófido.

## Región orbitotemporal

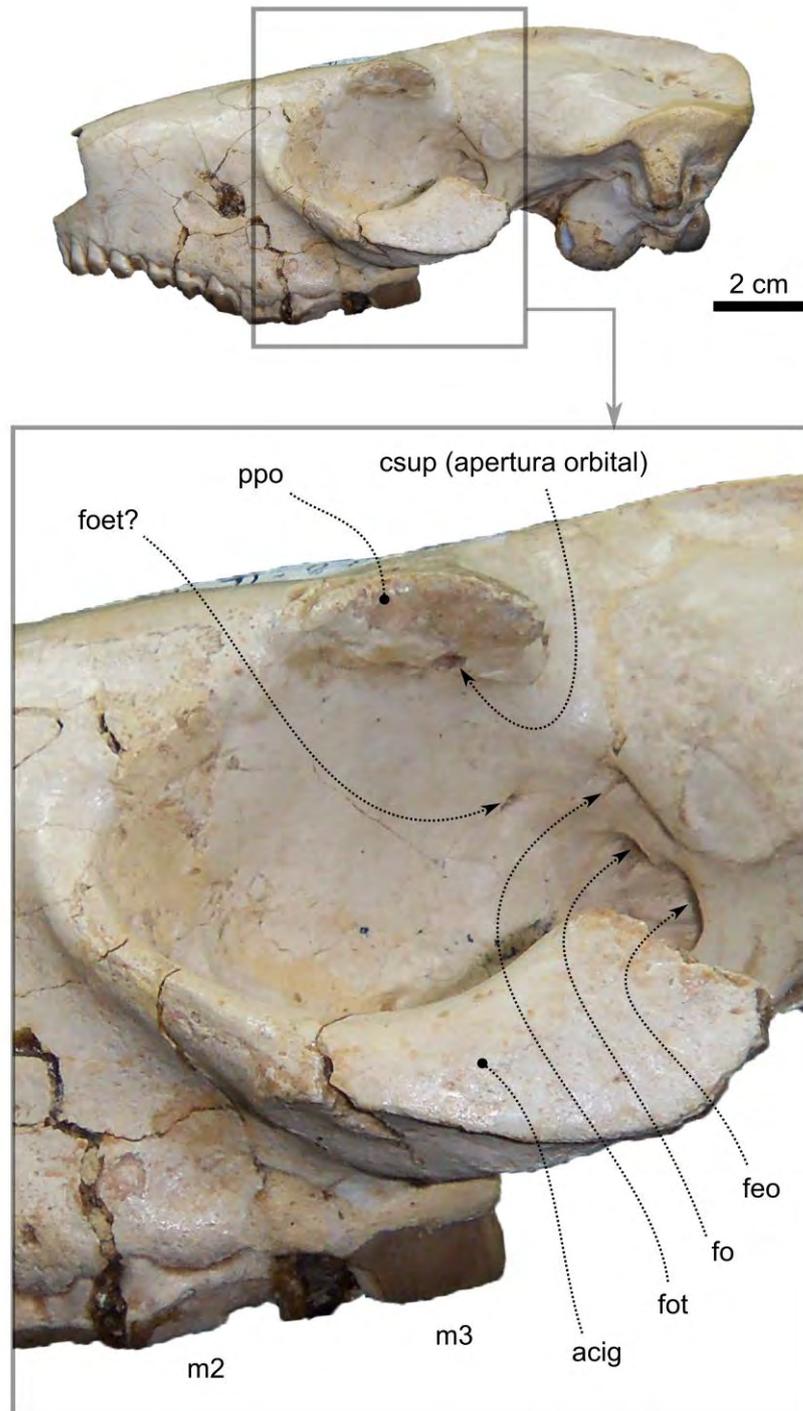
La región orbitotemporal del espécimen MLP 67-II-27-27 está muy bien preservada. La órbita es muy grande, y a pesar de estar abierta posteriormente, el proceso postorbital está levemente recurvado acompañando el contorno de la órbita y acentuando su forma aproximadamente circular (Figs. 18 A, 23 y 24). Su gran tamaño relativo es un aspecto diferencial respecto del resto de los “Notohippidae”. El borde anterior de la órbita se ubica a nivel del extremo distal del M1, otro aspecto que lo diferencia del resto de los representantes de la familia en los cuales el borde anterior de la órbita se ubica más atrás, a nivel del M2 o M3.



**Fig. 23:** Región orbitotemporal de MLP 67-II-27-27 (*Puelia* sp.) en vista posterodorsal.

Dentro de la cavidad de la órbita no se pueden observar las suturas sobre la pared vertical, por lo que resulta difícil describir la disposición y los contactos entre los elementos que la constituyen. En su extremo anterior se observa la apertura posterior del canal infraorbital. El material está parcialmente reconstruido en ese sector y no se distinguen los límites del lacrimal, aunque sí se puede precisar que no hay exposición facial de este elemento. A nivel del piso de la órbita se observa un foramen de sección circular, probablemente correspondiente a la apertura caudal del canal palatino. El extremo anteroventral de la cavidad de la órbita está deteriorado en

ambos lados, por lo que el foramen esfenopalatino (pasaje del nervio esfenopalatino y de la arteria y vena esfenopalatinas) no puede apreciarse. Dorsalmente, la pared de la órbita está conformada por el frontal y se observa con claridad la apertura ventral del canal supraorbital, a nivel de la base del proceso postorbital (Fig. 23).



**Fig. 24:** región orbitotemporal de MLP 67-II-27-27 (*Puelia* sp.) en vista lateral.

Posteromedialmente se distinguen tres importantes forámenes en el fondo de la cavidad orbital (Fig. 24). El más grande, de sección casi circular y orientado frontalmente, constituye la fisura esfenorbital, pasaje del nervio craneal oculomotor (III), troclear (IV), y abductor (VI), así como la rama oftálmica y maxilar del nervio trigémino (V1 y V2). Los elementos vasculares asociados a este foramen resultan difíciles de inferir debido a su variabilidad entre los euterios. En posición dorsomedial respecto de la fisura esfenorbital, se ubica el foramen óptico, pasaje del nervio óptico y vasos asociados. Posterodorsalmente respecto de este último, se observa el foramen orbitotemporal, el cual constituye la apertura a nivel de la órbita del canal orbitotemporal, pasaje de la arteria y vena orbitotemporales. Anterodorsalmente respecto del foramen orbitotemporal, se aprecia un foramen más pequeño que probablemente corresponda al foramen etmoidal.

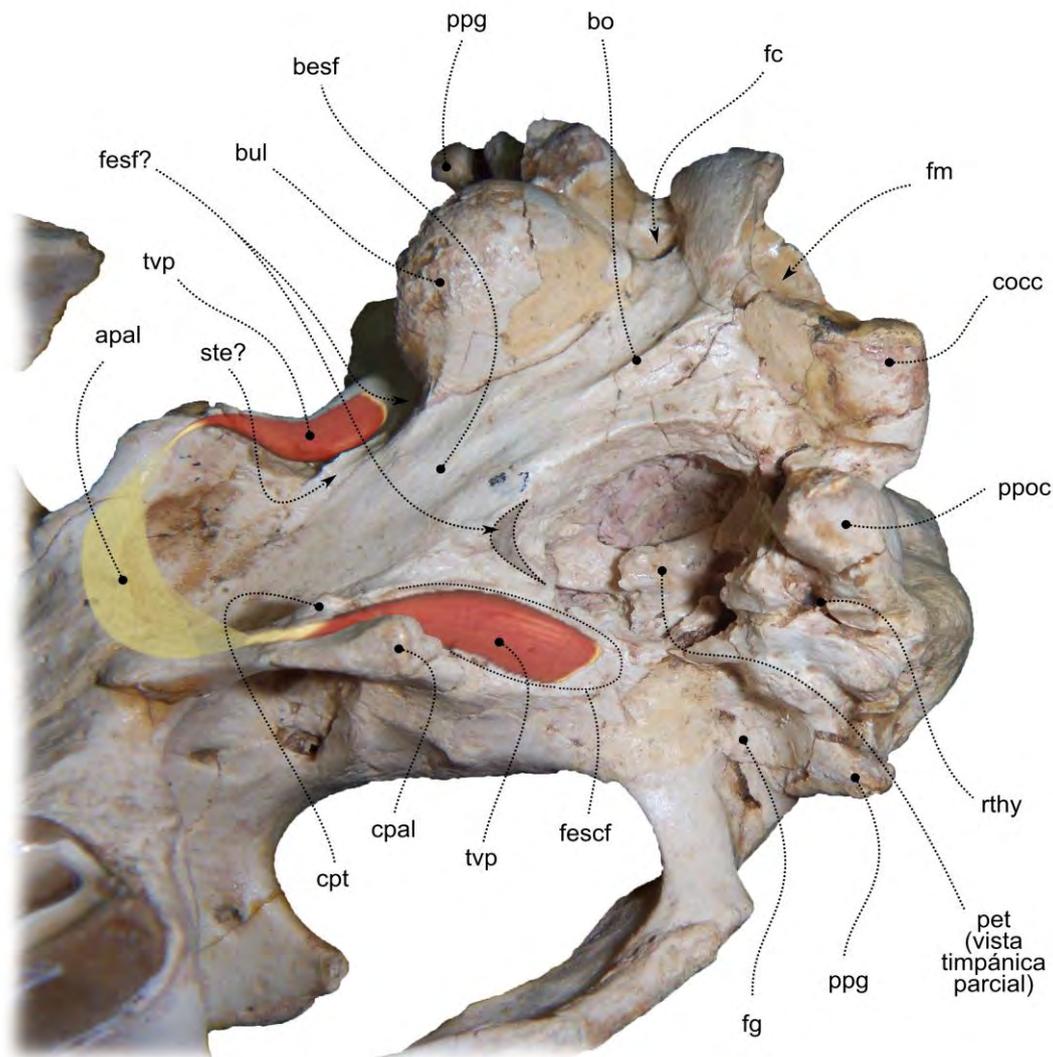
#### Basicráneo y región auditiva

La región basicraneana comprende el piso de la bóveda craneana entre las coanas y el occipucio. Desde un punto de vista osteológico, está constituida por la porción posterior del palatino, parte del pterigoides y el esfenoides. Este último constituye un complejo óseo de forma irregular conformado por una serie de elementos total o parcialmente fusionados. A excepción del orbitoesfenoides (el cual está confinado exclusivamente a la cavidad de la órbita) el resto de los elementos (preesfenoides, aliesfenoides y basiesfenoides) constituyen gran parte del basicráneo.

A nivel de las coanas se distinguen las crestas pterigoideas (mediales) y palatinas (laterales). Entre ellas queda delimitada la fosa escafoidea (probablemente sitio de origen del músculo tensor del velo del paladar). Esta interpretación fue propuesta por Gabbert (2004) en base a este mismo espécimen (MLP 67-II-27-27). De acuerdo a ella, esta morfología implicaría un hámulo pterigoideo bifurcado, a través del cual pasaría el tendón del músculo tensor del velo del paladar. Sin embargo, Billet *et al.* (2008) consideraron que Gabbert identificó erróneamente los límites del pterigoides, el cual solo constituiría la pequeña cresta medial (cresta pterigoidea). La cresta lateral (cresta palatina) no estaría constituida por el pterigoides sino por el palatino, y una proyección ventral del aliesfenoides. Siguiendo esta interpretación, sería incorrecto hablar de un hámulo pterigoideo bifurcado, ya que el tendón pasaría

entre la cresta pterigoidea y la cresta palatina, esta última mucho más desarrollada y constituyendo casi un proceso (Figs. 18 C y 25).

No se pueden apreciar los contactos del preesfenoides con el basiesfenoides ni con el aliesfenoides, elementos que contribuyen al techo y paredes de las coanas respectivamente. A pesar de no poder precisar sus límites, el basiesfenoides constituye un elemento aproximadamente cuadrangular (o trapezoidal) lateralmente limitado por el aliesfenoides y posteriormente delimitado por el basioccipital, contacto que tampoco puede apreciarse producto de la obliteración de las suturas. En otros "Notohippidae" que han sido tomografiados (sección 5), el basiesfenoides exhibe una concavidad en su superficie endocraneana correspondiente a la fosa hipofisaria. Sin embargo, esto no puede ser confirmado en *Puelia* puesto que no se cuenta con datos tomográficos de MLP 67-II-27-27.



**Fig. 25:** Basicráneo del espécimen MLP 67-II-27-27 (*Puelia* sp.).

El basioccipital contacta ampliamente (aunque no está fusionado) con las bulas timpánicas, sumamente abultadas, de contorno elíptico en vista ventral, y más agudas hacia el extremo anterior. Solo la bula izquierda está presente en MLP 67-II-27-27, mientras que la ausencia de la bula derecha permite apreciar parcialmente la superficie timpánica del petroso. Parece estar constituida exclusivamente por el ectotimpánico, en coincidencia con lo mencionado por Gabbert (2004) a partir de este mismo espécimen. Gabbert (2004) explicó la presencia de un septo a partir del desarrollo del ectotimpánico, y no como evidencia del contacto entre este elemento y el entotimpánico. Si bien no se especifica en dicha publicación si las apreciaciones y esquemas que se brindan fueron realizados en base al material (ej. a través de cortes transversales de la bula faltante) o si se trata simplemente de un esquema complementario para ilustrar su hipótesis, la descripción de la región auditiva de IBIGEO-P12 (Toxodonte indet.) provista por García-López *et al.* (2017a) parece confirmar esta interpretación.

Hacia el extremo anterior de la bula, entre esta, el aliesfenoides y el basiesfenoides, se observa la salida de la rama mandibular del nervio trigémino (V3), nervios del canal pterigoideo y quizás alguna derivación de la arteria carótida interna. Gabbert (2004) le dio el nombre de fisura esfenotimpánica, y lo propuso como una condición general para los Toxodontia (Figs. 19 y 25). Si bien parece describir adecuadamente la morfología exhibida por *Puelia*, su extensión a los Toxodontia podría no ser apropiada (ver más adelante). Posterodorsalmente respecto de la fisura esfenotimpánica, bien arriba y en posición lateral respecto de la bula timpánica, se observa un pequeño foramen que podría constituir la salida de la *chorda tympani* (Fig. 19). No es posible apreciar ninguna incisión o foramen que pueda asociarse al foramen yugular (pasaje de los nervios craneales IX, X y XI y de la vena yugular interna) en la región posterior de la bula, entre esta y el complejo occipital. Sin embargo, es probable que esto se deba a problemas de preservación y/o preparación (la porción posterior de la bula derecha está reconstruida, mientras que en el lado derecho falta por completo y la región está algo deteriorada).

Además de la bula, el timpánico también contribuye al meato auditivo externo (mae), el tubo osificado que conecta el espacio extracraneano con el tímpano, el cual separa el oído externo de la cavidad del oído medio (Fig. 19). De acuerdo al esquema de Gabbert (2004) y a lo observado en otros "Notohippidae", es probable que el

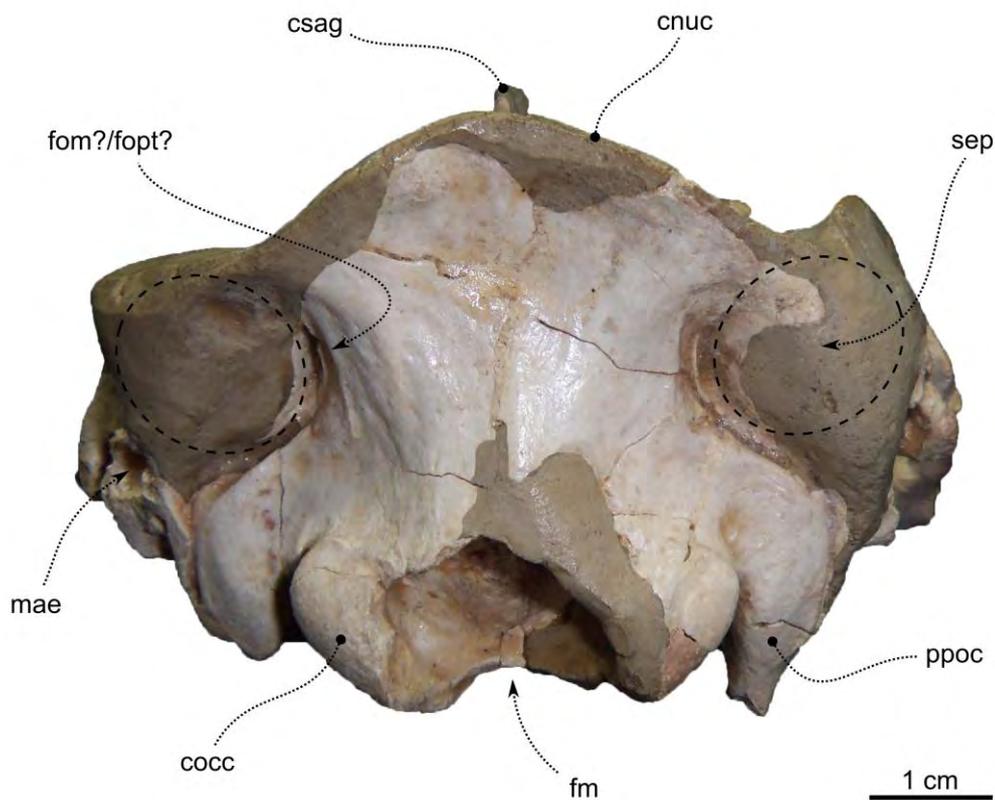
timpánico constituya una “canaleta” y que su contraparte (aquella que cerraría la canaleta conformando un tubo) esté constituida por el escamoso. Sin embargo, la fusión de estos elementos, sumado a las fracturas y partes reconstruidas que presenta MLP 67-II-27-27, impiden observarlo claramente en el material. A partir del margen anteroventral de la apertura del mae se origina la cresta meatal, característica de los Notoungulata. Entre esta y el proceso postglenoideo se observa el foramen postglenoideo, probable pasaje de la vena capsuloparietal (o postglenoidea) (Fig. 18 y 19). La cresta meatal y el proceso postglenoideo están claramente separados, a diferencia de otros “Notohippidae” en los cuales están en fuerte contacto, casi fusionados. Ventralmente respecto de la apertura del mae (y por detrás de la cresta meatal) se observa el foramen estilomastoideo, mucho más pequeño y en forma de hendidura (Fig. 19). Este foramen representa el pasaje del nervio facial (VII), y podría también representar el pasaje de la arteria estilomastoidea, una anastomosis frecuente en los mamíferos que irriga el músculo estapedial y la región posterior de la cavidad timpánica, regiones que tempranamente en la ontogenia son irrigadas por la arteria estapedial (Wible, 1987).

Como último elemento de la descripción del basicráneo, se hará referencia al receso timpanohioideo (sitio de inserción del aparato hioideo). En el espécimen MLP 67-II-27-27 puede distinguirse como una pequeña fosa o concavidad (que podría ser incluso confundida con un foramen) delimitada posteriormente por el proceso paraoccipital, anterolateralmente por la cresta meatal, y anteromedialmente por la base de la bula auditiva (Figs. 19 y 25).

### Región occipital

La región occipital está constituida por los elementos óseos fusionados del complejo occipital (basioccipital, exoccipitales y supraoccipital) y la porción posterior del escamoso, muy expandidos lateralmente producto de la presencia de los senos epitimpánicos. Lamentablemente no se puede apreciar la forma real del escamoso a nivel de los senos epitimpánicos ya que su extremo posterior falta y ha sido reconstruido durante la preparación. La morfología del foramen magnum tampoco puede describirse con precisión ya que los cóndilos occipitales y el margen dorsal también están parcialmente reconstruidos (Fig. 26).

Anteriormente (en vista ventral) el foramen magnum está limitado por el basioccipital, el cual exhibe una cresta media o quilla, más acentuada posteriormente. Lateralmente se destacan los cóndilos occipitales, cuyo eje mayor es oblicuo respecto del plano sagital. Solo el izquierdo está preservado, mientras que el derecho está deteriorado y ha sido reconstruido durante la preparación. Anterolateralmente en relación a los cóndilos occipitales se observan claramente los forámenes condilares, de sección circular, los cuales constituyen el pasaje del nervio hipoglosal (XII) y probablemente la vena hipoglosal. Los procesos paraoccipitales se ubican por delante y lateralmente respecto de los cóndilos occipitales, y posterolateralmente respecto de las bulas auditivas. Ambos procesos están fracturados por lo cual solo puede apreciarse su base (Figs. 18, 19 y 25).



**Fig. 26:** vista occipital del espécimen MLP 67-II-27-27 (*Puelia* sp.). Las zonas oscuras corresponden a material artificial con el que se han reconstruido esas regiones.

En vista posterior (Fig. 26) se observa que la cresta nuchal también ha sido reconstruida, por lo cual no puede describirse su forma, desarrollo y proyección. El occipital presenta una fuerte constricción (a nivel de los senos epitimpánicos) que determina su ancho mínimo, mientras que el ancho máximo se registra a nivel de la

base de los procesos paraoccipitales. A nivel de la constricción se identifica un foramen par, originalmente identificado por Gabbert (2004) como el foramen mastoideo. Sin embargo, teniendo en cuenta las consideraciones de Kramarz *et al.* (2011) y las descripciones de Billet y Muizon (2013), MacPhee (2014) y Forasiepi *et al.* (2014), podría tratarse tanto del foramen mastoideo (en caso de conectarse intracranialmente con el seno sigmoideo) como del foramen posttimpánico (en caso de transmitir alguna vena emisaria asociada al seno temporal).

Medialmente respecto de este foramen, se observa una lámina o pliegue óseo cuya identificación resulta dificultosa en este espécimen (Fig. 26). Podría tratarse de la exposición occipital del petroso, pero al igual que en el caso anterior, no es posible determinarlo hasta tanto no se cuente con datos tomográficos del material. Si bien Gabbert (2004) argumenta que no hay exposición occipital de este elemento en los Toxodontia, Billet (2011) lo codificó positivamente en muchos Notoungulata (entre ellos *Puelia* y *Rhynchippus*), y fue mencionado por García-López (2011) para *Colbertia lumbrerense*. Esto se retomará en la sección 5, específicamente cuando se describan los géneros deseadenses *Rhynchippus* y *Mendozahippus*.

#### *PUELIA PLICATA* Roth, 1902

**Holotipo:** MLP 12-1536 (fragmento de maxilar izquierdo con P2-3).

**Especímenes incluidos:** MLP 12-1534 (fragmento de premaxilar izquierdo con P1-M3 sumamente desgastados), MLP 12-1583 (fragmento de maxilar derecho con P2-M1, referido por error como MLP 12-1533 por Simpson, 1967a), MPEF PV 6215 (molares superiores sueltos), MPEF PV 6186 (M2 aislado).

**Procedencia geográfica:** los materiales del MLP fueron colectados por Roth y provienen, de acuerdo a sus registros, del Lago Musters (sin más precisiones). La información de las etiquetas de la colección indica que probablemente provienen de Cerro del Humo, entre los lagos Musters y Colhue-Huapi. Los especímenes MPEF PV 6215 y MPEF PV 6186 provienen con certeza de Gran Barranca (López *et al.*, 2010), al sur del lago Colhue-Huapi, centro sur de Chubut, Argentina.

**Procedencia estratigráfica:** niveles mustersenses y tinguiririquenses de la Formación Sarmiento. La procedencia estratigráfica de los especímenes del MLP está referida solo como "Mustersense". En el caso de MPEF PV 6215 y MPEF PV 6186,

ambos especímenes provienen con certeza del nivel “La Cancha” (Tinguiririquense) de acuerdo a López *et al.* (2010) y representarían el registro más reciente para la especie.

**Diagnosis:** pocos elementos pueden destacarse que permitan diferenciar claramente a la especie de las otras dos especies del género. Roth (1902) menciona la presencia de un metalofo ancho, un pliegue lingual que de alguna manera delimita un “protocono”, y la ausencia de protolofo. Si bien los elementos mencionados por Roth responden a lo que se observa en el holotipo, existen otros especímenes (como MLP 12-1583) que parecen no satisfacerla, por ejemplo, en el hecho de mostrar un protolofo evidente. Sin embargo, inconsistencias de este tipo podrían atribuirse al factor desgaste, el cual, como se desprende de la diagnosis del género y de la descripción comparativa de los especímenes, parece afectar severamente la morfología oclusal. Teniendo en cuenta esta consideración, muchos de los especímenes asignados al género (quizás todos) satisfacen los elementos diagnósticos propuestos por Roth (1902), los cuales evidentemente resultan algo ambiguos y poco precisos. Simpson (1967a) ya se refirió a esta situación, definiendo la diagnosis del género como “incierta”.

*PUELIA SIGMA* (Ameghino, 1901) Bond y López, 1993

**Holotipo:** MACN A 10967 (porción mandibular con tres molares, extraviado).

**Especímenes incluidos:** MACN A 10969 (dos fragmentos mandibulares con molares), MPEF-PV 1007 (fragmento mandibular con m1?) y MPEF PV 1587A (fragmento mandibular con p4?-m1?).

**Procedencia geográfica:** sureste de la provincia de Chubut, Argentina. En el caso de los especímenes de la colección Ameghino, norte de Colhué-Huapí (sin más precisiones). En el caso de los especímenes del MPEF, provienen con certeza de La Gran Hondonada.

**Procedencia estratigráfica:** niveles mustersenses de la Formación Sarmiento (sin más precisiones).

**Diagnosis:** como se mencionó, *P. sigma* constituyó una recombinación de género y especie (Bond y López, 1993) por considerarse más relacionada al género *Puelia* que a *Trimerostephanos*. Lamentablemente, esta reasignación genérica fue propuesta en

base a comparaciones con especímenes inéditos, por lo que no se cuenta con una diagnosis actualizada ni con materiales de referencia que permitan avanzar al respecto. Por este motivo, solo pueden mencionarse aquellos aspectos a los cuales se refirió Ameghino (1901) al momento de la descripción original de la especie (*T. sigma*) y a lo mencionado por Simpson (1967a), quien a su vez lo consideró con dudas como perteneciente al género *Acoelohyrax*.

Ameghino mencionó como elementos diagnósticos un tamaño menor al de *T. coalitus* y *T. coarctatus*, un m3 “netamente trilobado” en el lado interno, y un lóbulo anterior (refiriéndose al trigónido) “oblicuo y curvado en forma de S” (esta última parece ser una característica del género). Por su parte, Simpson también hizo mención al tamaño menor respecto de *T. coarctatus* y a que el trigónido era “apenas mayor”, aunque aclara que podría deberse a diferentes estados de desgaste y que podrían ser sinónimos. Llamativamente, el espécimen MPEF PV 1010 (fragmento de maxilar con P4-M1) está asignado (según la etiqueta de la colección) a *P. sigma*, aún cuando la diagnosis original solo hace referencia a la dentición inferior. Esta asignación debería estar acompañada de una justificación que amplíe la diagnosis y que respalde su asignación específica. Sin embargo, a falta de ella, lo correcto es considerarlo como *Puelia* sp.

#### *PUELIA COARCTATUS* (Ameghino, 1901) Bond y López, 1993

**Lectotipo:** MACN A10965A (fragmento de hemimandíbula izquierda con p1-m3 muy desgastados, extraviado).

**Hipodigma:** 10965B (P2-4 derechos, extraviado), 10966A (porción anterior de hemimandíbula izquierda con p1-4 muy desgastados, extraviado), 10966B (M2? aislado, extraviado) y MLP 67-II-27-27 (cráneo casi completo con toda la dentición, aunque muy desgastada). Los especímenes listados son aquellos considerados por Simpson (1967a), quien sin embargo incluyó a la especie (con dudas) dentro del género *Acoelohyrax*. El espécimen MLP 67-II-27-27 está considerado como *Puelia* sp. por Gabbert (2004), Billet *et al.* (2008) y Billet (2011), y como *P. coarctatus* por Bond y Deschamps (2010).

**Procedencia geográfica:** los datos disponibles respecto de la procedencia de los especímenes de la colección Ameghino son poco precisos, pero teniendo en cuenta las

interpretaciones de Simpson (1967b) es probable que provengan de afloramientos al norte del río Chico y en cercanías del lago Colhue-Huapi, centro-sur de Chubut, Argentina. En el caso de MLP 67-II-27-27, proviene con certeza de La Gran Hondonada, centro-oeste de Chubut.

**Procedencia estratigráfica:** probablemente provenientes de niveles mustersenses de la Formación Sarmiento, con certeza en el caso de MLP 67-II-27-27.

**Diagnosis:** tampoco existe para esta especie una diagnosis consensuada. Fue descrita originalmente como perteneciente al género *Trimerostephanos*, precisando solamente que era más pequeña que *Trimerostephanos coalitus* (Ameghino, 1901) y con el lóbulo anterior de los molares inferiores (refiriéndose al trigónido) más ancho, siendo a veces más ancho que el posterior (talónido). Corresponde a la misma publicación en la que se propone la especie *T. sigma* en la que se menciona que es más pequeña que *T. coarctatus* (*P. sigma* y *P. coarctatus* de acuerdo a Bond y López, 1993). Al igual que en los casos anteriores, los “rasgos distintivos” que se mencionan son subjetivos, relativizando así su valor diagnóstico.

Lamentablemente, el problema no es la ambigüedad de las diagnosis sino la imposibilidad de encontrar argumentos morfológicos para ampliarlas o revisarlas, al menos en base a los especímenes a los cuales se tiene acceso en las colecciones. Es probable que haya material inédito y/o bajo estudio<sup>5</sup>, pero hasta tanto no se den a conocer, no será posible avanzar al respecto.

#### 4.2.4 - *Eomorphippus* Ameghino, 1901

**Especie tipo:** *Eomorphippus obscurus*.

**Taxones incluidos:** *Eomorphippus obscurus* Ameghino, 1901 y *Eomorphippus pascuali* Simpson, 1967a.

**Distribución geográfica y estratigráfica:** niveles mustersenses de la Formación Sarmiento aflorantes en Colhue-Huapi, centro sur de la provincia de Chubut. Se han mencionado dos especies nuevas provenientes de Tinguiririca (Chile), las cuales extenderían el rango geográfico y estratigráfico del género (Wyss *et al.* 1994). Sin embargo, estas especies no han sido descriptas en detalle, por lo que hasta el

---

<sup>5</sup> Actualmente el género *Puelia* está siendo estudiado por el Lic. Mariano Bond (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata) (comunicación personal), cuyos resultados aportarán valiosa información respecto de la sistemática del género.

momento la distribución geográfica y estratigráfica del género corresponde formalmente a la de las únicas dos especies descritas.

**Diagnosis ampliada-** El género se identifica por la siguiente combinación de caracteres: (1) dentición mesodonte (coronas más altas que en los géneros ya mencionados pero más bajas que en los “*Notohippidae*” deseadenses), (2) arco premaxilar amplio, a diferencia de *Pampahippus* y *Puelia*, (3) incisivos y caninos superiores procumbentes, más acentuado que en otros “*Notohippidae*”, (4) cíngulo lingual en incisivos superiores, aunque puede desaparecer en estados avanzados de desgaste, (5) I1-2 con la cara labial casi recta en vista oclusal, (6) I3 de gran tamaño, más ancho y alto que el resto de los incisivos y que el canino, (7) P1-2 con protolofio interrumpido, (8) cíngulo mesiolingual en premolares y molares superiores, (9) cíngulo distal (que puede devenir en una foseta distal) en los molares superiores, (10) foseta posterolabial en los molares superiores, aunque puede borrarse en estados avanzados de desgaste, (11) patrón de crestas simplificado (cresta intermedia y segunda cresta), a diferencia del patrón de crestas múltiples mencionado para *Pampahippus*, *Plexotemnus* y *Puelia* (12) parastilo marcado en premolares y molares superiores por delante de la columna del paracono (*paracone ridge*), similar a lo descrito para *Pampahippus*, *Plexotemnus* y *Puelia*, (13) fosa central abierta lingualmente en los molares superiores, que eventualmente se cierra en estados avanzados de desgaste en el M1-2, (14) metalófido recto en los molares inferiores, a diferencia del metalófido de *Puelia*, cuyo extremo mesiodistal se curva distalmente, (15) pliegue meta-entolófido en premolares inferiores que puede devenir en fosétida en estados avanzados de desgaste, (16) profundo pliegue meta-entolófido y entohipolófido en molares inferiores que pueden devenir en fosétidas en estados avanzados de desgaste.

## *EOMORPHIPPUS OBSCURUS* Ameghino, 1901

**Holotipo:** MACN A-10917 (lote de piezas dentales superiores e inferiores que no parecen ser de un único individuo).

**Especímenes incluidos:** MACN A-10904 (P3? aislado, tipo del sinónimo *Pseudostylops subcuadratus*, extraviado), MACN A-10914 (lote de piezas dentales, de las cuales solo algunas pueden asignarse ciertamente a la especie *sensu* Simpson, 1967a), MGP PD 26589 (fragmento de paladar con I1, I3-C y P2-M2), MLP 12-1508 (fragmento de paladar con la dentición completa excepto el canino y P1 derechos [algunas piezas bastante deterioradas], fragmento de hemimandíbula derecha y sínfisis con i1-p1 derechos muy deteriorados e i1-3, p2-m3 derechos, tipo del sinónimo *Eurystomus stehlini*), MLP 12-1512 (fragmento de hemimandíbula derecha con p4-m3, [p4 y m1 rotos]), MLP 12-1515 (fragmento de hemimandíbula derecha con alvéolos de la dentición anterior y p3-4 bien conservados, tipo del sinónimo *Lonkus rugei*), MLP 12-1519 (fragmento de hemimandíbula izquierda con m2 [roto] y m3), MLP 12-1520 (P3?), MLP 12-1523 (fragmento de hemimandíbula derecha con m2 [roto] y m3 casi sin desgaste), MLP 12-1538 (M3 aislados, derecho e izquierdo), MPEF PV 6154 (lote de premolares y molares superiores e inferiores aislados), MPEF PV 6188 (m3 izquierdo), MPEF PV 6197 (incisivo inferior aislado), MPEF PV 6791 (incisivo superior aislado), MPEF PV 7945 (fragmento de hemimandíbula izquierda con p4-m3). El espécimen AMNH FM 29462 (fragmento de maxilar derecho con M2-3) fue asignado con dudas por Simpson (1967a). Como se mencionará más adelante, muestra características que no responden a la diagnosis del género, lo cual tiene implicancias directas en los fundamentos que permiten distinguir esta especie respecto de *E. pascuali*. Simpson (1967a) también mencionó a MLP 12-1536 como parte del hipodigma. Sin embargo, ya que corresponde al tipo de *P. plicata* (incluso referido de esa manera por él mismo), es muy probable que su inclusión dentro del hipodigma de *E. obscurus* sea simplemente un error.

**Procedencia geográfica:** los especímenes de la Colección Ameghino carecen de datos específicos de procedencia, (Chubut, Argentina), al igual que MGP PD 26589 (Colección Feruglio del Museo de Paleontología de la Universidad de Padova, Italia). Los especímenes del MLP (colectados por S. Roth) provienen de Cañadón Blanco,

Chubut, Argentina. En el caso de los especímenes del MPEF, provienen específicamente de Gran Barranca, Chubut, Argentina (Roth, 1902; López *et al.*, 2010).

**Procedencia estratigráfica:** niveles mustersenses de la Formación Sarmiento, sin más precisiones. Los especímenes del MPEF provienen del nivel “La Cancha”, Miembro Vera, Formación Sarmiento (López *et al.*, 2010).

**Diagnosis revisada-** La especie se distingue por la siguiente combinación de caracteres: (1) levemente mayor que *E. pascuali*, (2) mayor distancia desde la base de la corona hasta la base de la incisión protocono-hipocono (referido por Simpson [1967a] como *protocone-hypocone cleft*), (3) columna del metacono (*metacone swelling* de acuerdo a Simpson) menos marcado que en *E. pascuali*.

Ameghino (1901) mencionó además que los molares superiores son “de fuste corto”, probablemente haciendo referencia a la baja altura de las coronas en relación a los “Notohippidae” deseadenses. Por ser una condición compartida con *E. pascuali*, se la consideró aquí como una característica del género. Otro elemento mencionado por Ameghino (1901) fue la ausencia de fosétida posterior en los molares inferiores. Sin embargo, en el m2 del espécimen MPEF PV 7945 sí se observa dicha fosétida (Fig. 9.1 en: López *et al.*, 2010). Se trata de un ejemplar con un avanzado desgaste de las piezas dentales, lo cual sugiere que la ausencia de la fosétida posterior en otros especímenes de la especie podría deberse a un estado de desgaste menor, en el cual el fléxido ento-hipolófidio no llegó a devenir en fosétida.

## Descripción

La especie está representada mayormente por piezas dentarias sueltas y fragmentos de maxilar y mandíbula con parte de la dentición. A diferencia de los géneros y especies mencionados hasta el momento, *E. obscurus* muestra una morfología oclusal lofodonte más típica, mucho más afín a los “Notohippidae” post-mustersenses.

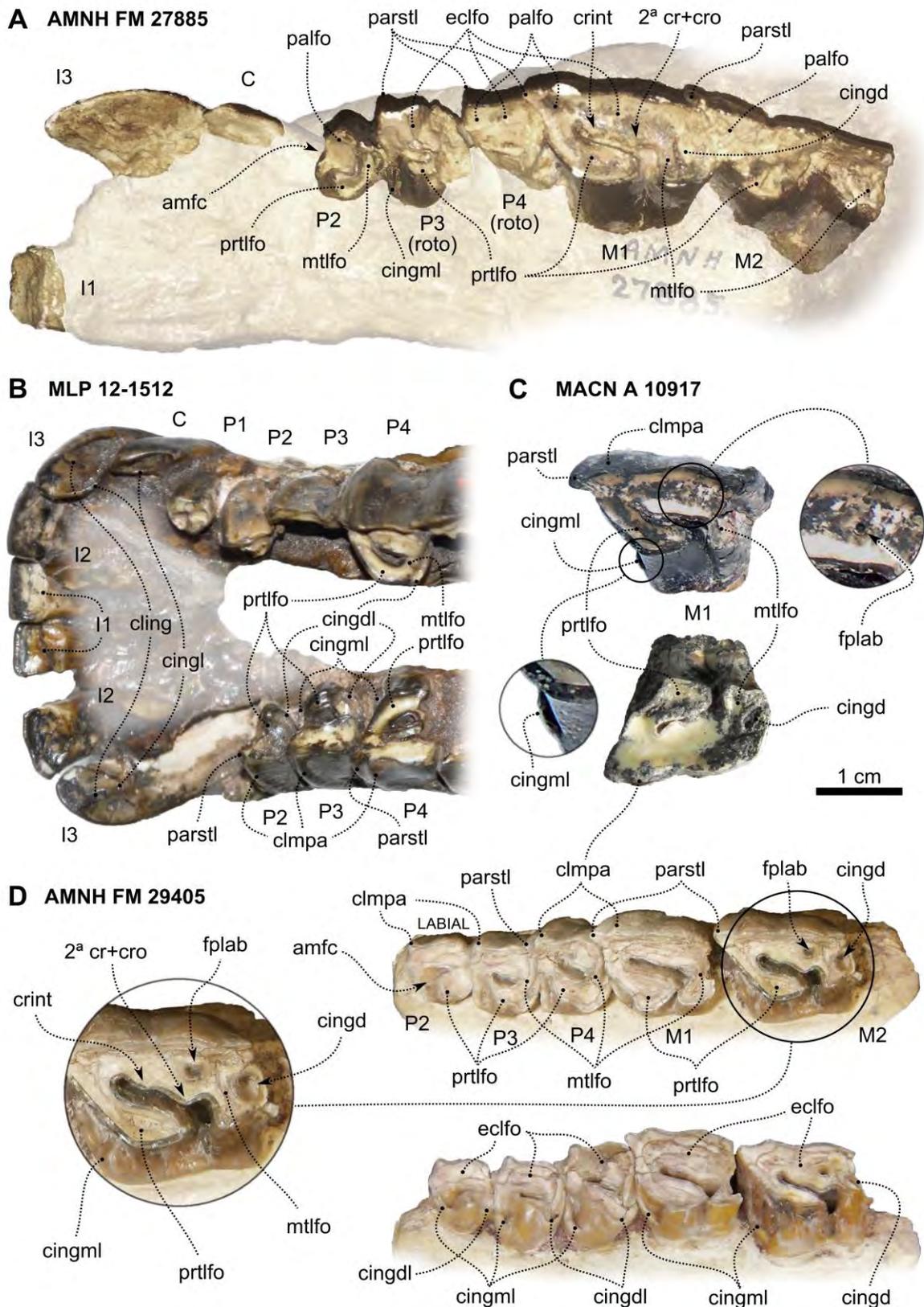
## Región palatal y dentición superior

La región palatal está parcialmente conservada solo en los especímenes MGP PD 26589 (examinado a partir de su réplica [AMNH FM 27885]) y MLP 12-1508. El arco premaxilar es amplio, el paladar es ancho y presenta una constricción por detrás del

canino (Fig. 27). En el dibujo que se muestra en la publicación de Simpson (1967a, figura 38), se observa que los forámenes incisivos son grandes, elípticos y ubicados casi enteramente en el maxilar, algo que no se alcanza a distinguir en la réplica examinada (Fig. 27 A). La porción media y posterior del paladar no está conservada en ninguno de los especímenes.

**Dentición**– El rasgo general más distintivo de *Eomorphippus* respecto de los géneros que se han mencionado hasta ahora es la mayor altura de las coronas (Simpson, 1967a; Shockey, 1997). Presenta una dentición completa y cerrada. La dentición anterior es procumbente, especialmente a nivel del I3 y el canino, que en vista lateral contrastan con la orientación vertical de los premolares y molares. Los incisivos aumentan en tamaño mesiodistalmente, siendo el I3 el de mayor tamaño. El borde labial del I1 y del I2 es casi plano en vista oclusal, mientras que la cara lingual presenta un amplio cóngulo (Fig. 27 B). En el caso del I3, el cóngulo es especialmente notorio debido al gran tamaño de la pieza, y se distingue además una cresta longitudinal lingual (no se aprecia en AMNH FM 27885 producto del deterioro de la cara lingual). Es probable que en estados de desgaste avanzados, el cóngulo lingual forme una pequeña foseta antes de desaparecer (Simpson, 1967a). El canino es incisiforme, similar al I3 pero de tamaño mucho menor.

Los premolares crecen en tamaño mesiodistalmente, siendo el P1 muy pequeño. En vista oclusal, el P1 presenta un contorno aproximadamente circular. En el espécimen MLP 12-1508 el paracono y metacono están conectados conformando un ectolofo. En el extremo mesial se distingue un pequeño parastilo. La columna del paracono es más notoria que la del metacono, la cual está apenas insinuada por una muy suave ondulación en la cara labial. La fosa central se abre mesialmente de manera tal que protocono y paracono no se conectan (protolofo interrumpido). Por delante del protocono se observa un cóngulo mesiolingual que se continúa distalmente. El P2 y P3 muestran una forma similar a la del P1, solo que el protolofo y el metalofo están más desarrollados (sobre todo en el P3). El P4 es el más grande de los premolares, y su principal diferencia es la presencia de un protolofo completo que cierra mesiolingualmente la fosa central (Fig. 27 A y B). Tanto en el P2, P3, como en el P4, el cóngulo distolingual es mucho más notorio que en el P1.

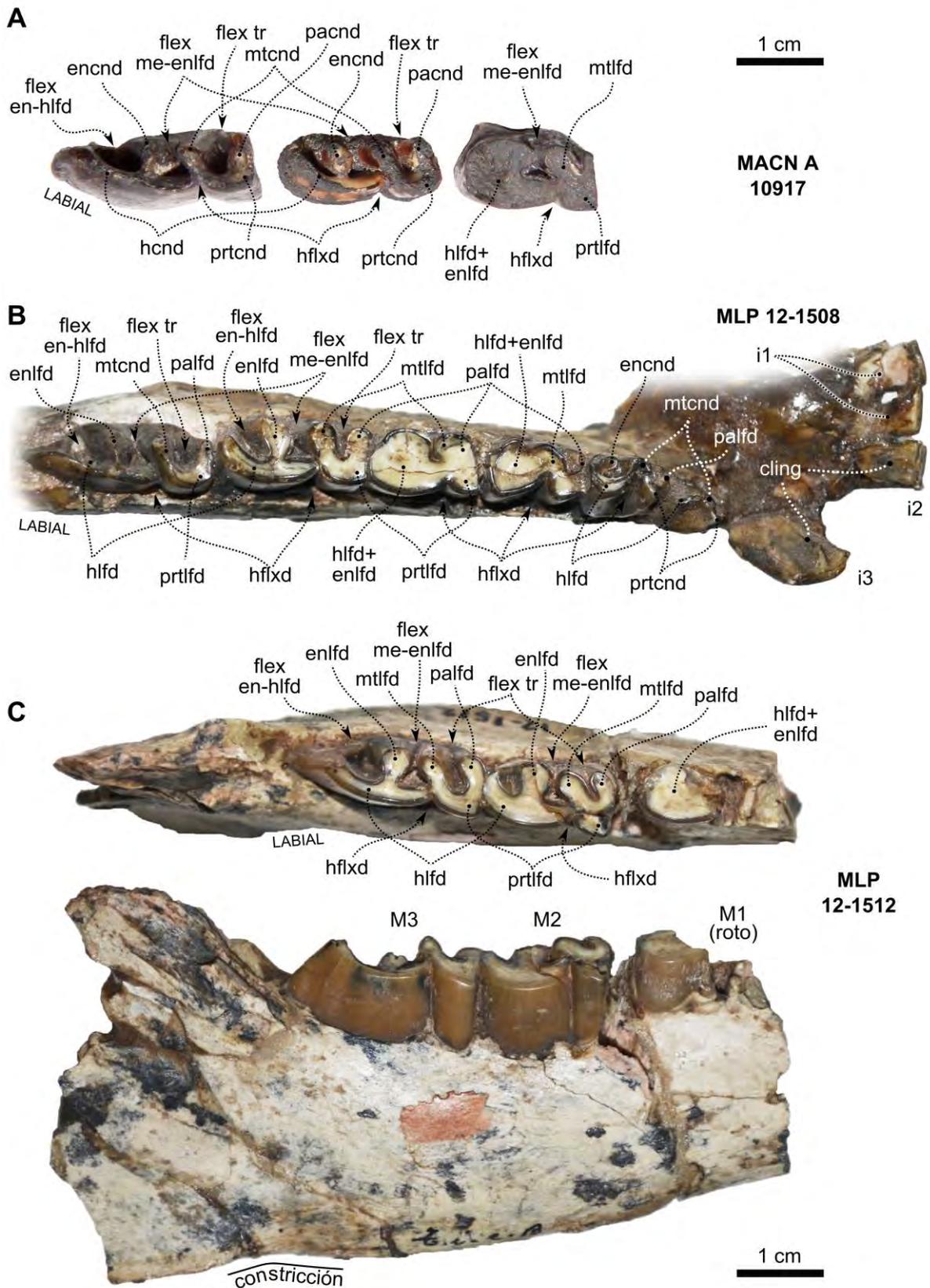


**Fig. 27:** dentición superior de *Eomorhippus*. Fotografías A. Balcarcel (A y B) y J.N. Gelfo (MLP 12-1512).

Los molares presentan la forma trapezoidal típica de los “Notohippidae”. Son mucho más grandes que el P4, y a diferencia de éste, el diámetro mesio-distal es mucho mayor que el labio-lingual. Otra diferencia clara respecto de los premolares es la apertura lingual de la fosa central. Como se mencionó en la diagnosis del género, se observan dos proyecciones del ectofo que se aprecian como ondulaciones sobre el borde labial de la fosa central. Estas proyecciones corresponden a la cresta intermedia (mesial) y segunda cresta (en posición distal respecto de la primera cresta). A su vez, el metalofo emite una proyección mesial (crochet) que se conecta con la cresta intermedia y delimitan una foseta posterolabial, la cual puede borrarse en estados avanzados de desgaste (Fig.27 C). Por detrás del metalofo se distingue claramente una foseta distal, derivada del cingulo distal. Tanto en los premolares como en los molares se observa un cingulo mesiolingual bajo, pequeño pero bien notorio.

### Mandíbula y dentición inferior

La mandíbula está representada por restos fragmentarios que preservan parte de la dentición y dientes sueltos. Entre ellos, destacan los especímenes MLP 12-1508 y 12-1512, que por su preservación, y por conservar no solo la dentición sino parte de la rama horizontal, permiten una apreciación más integral de su forma (Fig. 28). En vista dorsal, la sínfisis se extiende aproximadamente hasta la altura del p4. En vista lateral, el borde ventral es suavemente convexo, y se observa una marcada constricción por delante del ángulo mandibular. Sobre la cara interna se distingue un suave surco que recorre la rama horizontal próximo al borde ventral y probablemente corresponde al surco milohioideo.



**Fig. 28:** dentición inferior *E. obscurus*. Fotografías (B y C) J.N. Gelfo.

**Dentición**– Los incisivos son procumbentes y crecientes en tamaño ( $I1 < I2 < I3$ ). En vista oclusal, la cara labial es bastante plana en el  $i1$  e  $i2$ , mientras que algo convexa en el caso del  $i3$ . A pesar del desgaste, se puede apreciar una cresta longitudinal (vertical) que recorre la cara lingual de los incisivos, especialmente notoria en el  $i3$  del espécimen MLP 12-1508 (Fig. 28 B). Hacia la base de los incisivos (y nuevamente siendo más notorio en el  $i3$ ) se distingue un cingúlido lingual. Si bien el canino no se ha preservado en ninguno de los especímenes, se infiere (en base al tamaño de su alveolo) un tamaño menor al del  $i3$ . En cuanto a su forma, es probable que sea de aspecto incisiviforme, similar a lo que se mencionará para *E. pascuali* (Fig. 28).

Como es frecuente en los “Notohippidae” y en muchos otros Toxodontia, los premolares muestran una variación morfológica gradual entre un  $p1$  pequeño y simplificado y un  $p4$  con una morfología oclusal más molariforme. El  $p2$  y  $p3$  presentan una cúspide principal que en vista lateral representa el punto más alto de la corona, probablemente correspondiente al metacónido. En el  $p2$ , y similar a lo observado en *Pampahippus*, el metacónido se continúa a través de una crístida. En el  $p3$ , esta crístida se engrosa y constituye un hipolófido más definido, dejando un hipofléxido marcado sobre la cara labial (Fig. 28 B). En posición lingual respecto del hipolófido del  $p3$ , se distingue un entocónido incipiente. El  $p4$  en cambio presenta aspecto molariforme en el que el talónido se individualiza con claridad. Es más grande que el  $p3$  y el hipolófido está más desarrollado. El margen lingual del hipolófido presenta un abultamiento correspondiente al entolófido, en cual está totalmente integrado al hipolófido producto del desgaste. Por su parte, el trigónido (proporcionalmente más pequeño respecto del talónido) presenta un paralófido más desarrollado que se proyecta lingualmente.

El  $m1$  es muy similar al  $p4$ , solo que el hipofléxido está menos marcado y el trigónido es más pequeño en relación al talónido. En el espécimen MLP 12-1508 no es posible individualizar los lófidos del trigónido producto del desgaste, algo que sí puede hacerse en una de las piezas del lote que constituye el holotipo (Fig. 28 A). Sobre la cara lingual se distingue el fléxido meta-entolófido. Es muy evidente en el  $m1$  del holotipo, y está menos marcado en MLP 12-1508. En el caso de MPEF PV 7945 (figura 9.1 en López *et al.*, 2010), el fléxido ha devenido en una fosétida trigónido-talónido, producto de la fusión de los extremos linguales del metalófido y del

entolofido. El m2 es más grande que el m1 y los lófidos (tanto del trigónido como del talónido) parecen ser más persistentes a pesar del desgaste. Se distingue con claridad un amplio valle abierto lingualmente entre el paralofido y el metalofido, entre el metalofido y el entolofido y entre el entolofido y el hipolofido, que en las piezas más gastadas constituyen fléxidos (Fig. 28). En el caso de MPEF PV 7945, el fléxido metaentolofido está apenas abierto y a punto de constituirse en una fosétida, y el fléxido ento-hipolofido ha devenido en la fosétida posterior (figura 9.1 en López *et al.*, 2010).

Finalmente, el m3 es el mayor de los molares, producto del gran desarrollo del talónido. En los especímenes menos desgastados, el hipolofido y el metalofido no se conectan, sino que están separados por una pequeña escotadura (en MACN A 10917 y MLP 12-1508 el desgaste es casi nulo, por lo que los lófidos se distinguen como crestas o cúspides). En el caso de MPEF PV 7945, estos elementos (que en este caso sí constituyen lófidos) sí se conectan, aunque su continuidad está dada por un muy delgado istmo (figura 9.1 en López *et al.*, 2010). El extremo distal del hipolofido presenta un ensanchamiento por detrás del entolofido (más evidente en MPEF PV 7945) que podría corresponder (de acuerdo a la nomenclatura de Madden, 1990) a un lofido derivado de un hipoconúlido.

#### *EOMORPHIPPUS PASCUALI* Simpson, 1967a

**Holotipo:** AMNH FM 29405 (fragmento de maxilar izquierdo con P2-M2).

**Especímenes incluidos:** AMNH FM 29474 (hemimandíbula derecha con i3-m3 muy desgastados, referido con dudas por Simpson [1967a]), MPEF PV 6159 (M1-2 derechos y M3 izquierdo) y MPEF PV 6243 (m2 derecho).

**Procedencia geográfica:** Colhue-Huapi (especímenes del MPEF específicamente de Gran Barranca), Chubut, Argentina.

**Procedencia estratigráfica:** especímenes del AMNH provienen de niveles mustersenses de la Formación Sarmiento, sin más precisiones. Los especímenes del MPEF provienen del nivel "La Cancha", Miembro Vera, Formación Sarmiento (López *et al.*, 2010).

**Diagnosis-** Simpson (1967a) mencionó las siguientes diferencias respecto de *E. obscurus*: (1) tamaño apenas menor y coronas de menor altura, (2) menor distancia

desde la base de la corona hasta la base de la hendidura protocono-hipocono, (3) columna del metacono en P2-M2 más evidente.

También mencionó que el p1 y el p2 serían de aspecto más molariforme y con la cresta del protocono más aguda y curvada distalmente. Sin embargo, el espécimen AMNH FM 29474 fue asignado con dudas, por lo que este aspecto no fue incluido en la diagnosis.

## Descripción

La especie fue descrita por Simpson (1967a) a partir de un fragmento de maxilar con P2-M2 izquierdo y una hemimandíbula derecha bastante completa con i3-m3 asignada con dudas. Desde entonces, no se ha incrementado el registro fósil excepto por los restos sumamente fragmentarios provenientes de Gran Barranca (López *et al.*, 2010), por lo que la descripción estará basada casi enteramente en los especímenes originales de Simpson (1967a).

### Región palatal y dentición superior

Lamentablemente no se ha conservado nada del paladar, ya que el fragmento de maxilar que se ha preservado está restringido exclusivamente a la región alveolar (Fig. 27).

**Dentición**– No se conoce la dentición anterior de *E. pascuali*, como así tampoco el P1. El P2 y P3 son muy similares entre ellos, excepto por su tamaño y porque el protocono del P3 es completo, mientras que en el P2 está interrumpido por la apertura mesial del valle central. Los tres premolares muestran un marcado cóngulo mesiolingual y un cóngulo distolingual, este último más notorio en el P3 y P4. El P4 es el más grande de los premolares, principalmente por su mayor diámetro labio-lingual. Los tres premolares presentan la columna del paracono muy evidente y un marcado parastilo sobre la cara labial, más acentuados en el P4. La columna del metacono es menos acentuada, sobre todo en el P3, en el que solo se aprecia una sutil ondulación (Fig. 27 D).

La morfología oclusal de los molares es muy similar a la de *E. obscurus*. Son marcadamente mayores que los premolares y el diámetro mesio-distal es mucho más grande que el labio-lingual. La fosa central está abierta lingualmente (Fig. 27 C). Al

igual que en *E. obscurus*, se distinguen claramente las proyecciones linguales del ectolofa correspondientes a la cresta intermedia (mesial) y segunda cresta + crochet (en posición distal respecto de la primera cresta), esta última delimitando una foseta posterolabial bien visible en el M2 y probablemente borrada por el desgaste en el M1. Por detrás del metalofa se distingue con claridad una foseta distal. El cingulo mesiolingual bajo, mencionado para los premolares también está presente en los molares.

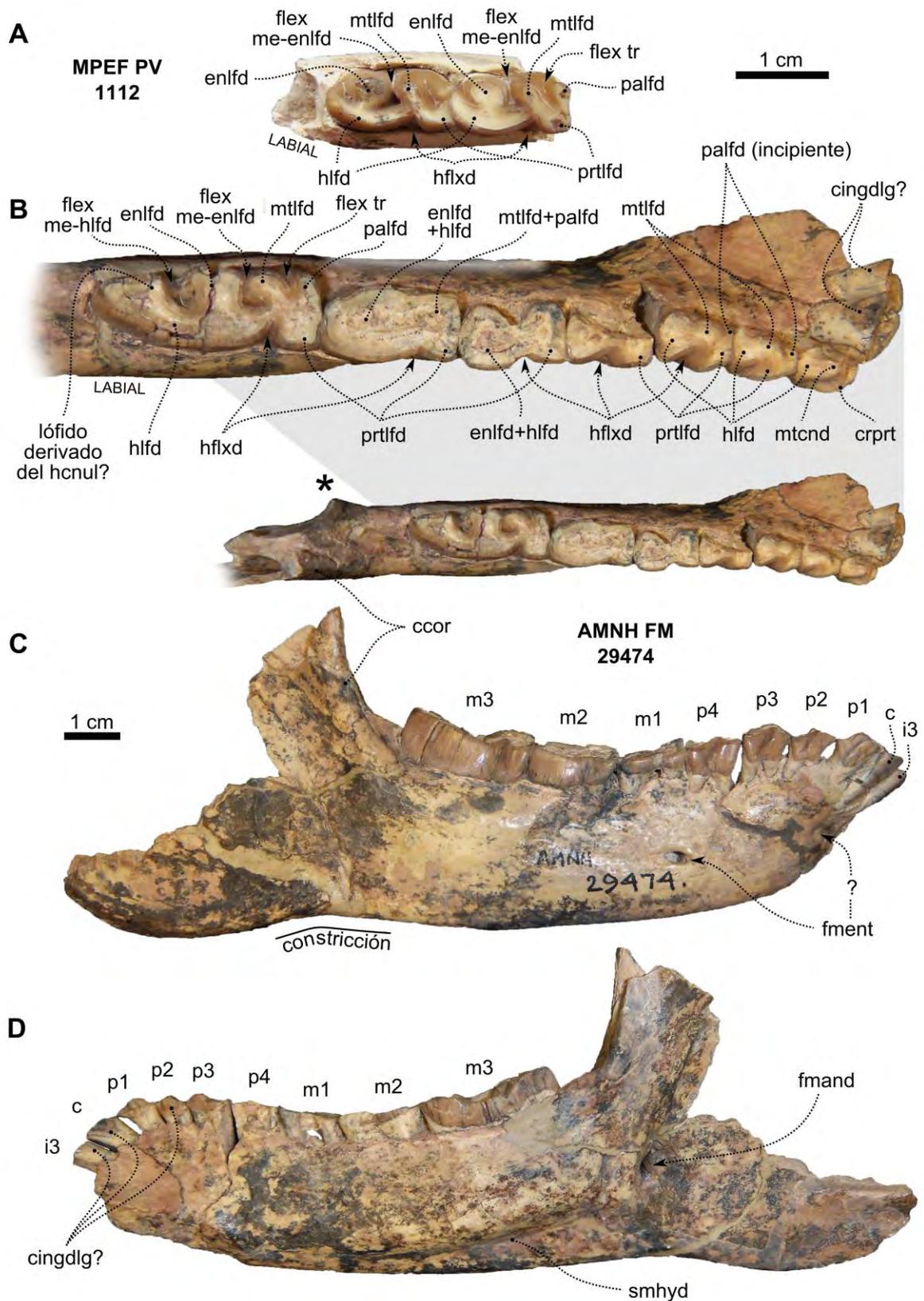
### Mandíbula y dentición inferior

La mandíbula está representada por una hemimandíbula con la rama horizontal completa y parte de la rama ascendente asignado con dudas (Simpson, 1967a) a esta especie (AMNH FM 29474). En vista dorsal, la sínfisis se extiende aproximadamente hasta la altura del p3-p4. El borde ventral es suavemente cóncavo y presenta una notoria constricción por detrás del extremo distal del m3. El cuerpo mandibular es de una altura media, comparable a lo descrito para *E. obscurus* (Fig. 29). También se incluye en la figura el espécimen MPEF PV 1112. Si bien el desgaste es mucho menor que en caso de AMNH FM 29474 (lo cual dificulta su comparación), su tamaño es algo menor que el de los especímenes asignados a *E. obscurus*, por lo que tentativamente es considerado aquí como *Eomorphippus* cf. *E. pascuali*.

Sobre la cara externa se aprecia claramente un notorio foramen mentoniano a la altura del extremo distal del p4, y parece distinguirse otro a nivel del extremo distal del canino. Sobre la cara interna se observa un marcado surco subparalelo al borde ventral de la rama horizontal (surco milohioideo) que copia la curvatura del borde alveolar. Por detrás del m3 se distingue la cresta coronoides (levemente desplazada hacia la cara externa) y un proceso sobre la cara interna (proceso posterointerno de acuerdo a Bond y Vucetich [1983]) similar al descrito para *P. secundus* y *P. powelli*, aunque menos marcado (señalado con un asterisco en la figura 29 B). Hacia la base de la rama ascendente, y aproximadamente a nivel de la constricción preangular, se puede apreciar claramente el foramen mandibular. El resto de la rama ascendente está deteriorada, por lo cual no se observa la forma y ni el desarrollo del cóndilo mandibular, como así tampoco el proceso coronoides (Fig. 29).

**Dentición-** No se conservan los incisivos 1 y 2. Sin embargo, el i3 y el canino permiten inferir una alineación casi transversal y una inserción procumbente, similar a lo observado en *E. obscurus*. El i3 y el canino son muy similares, siendo este último más grande. La cara labial es bastante plana, mientras que la cara lingual es levemente convexa. Tanto en el i3 como en el canino parece distinguirse un cingúlido lingual bajo cuando se observa con detenimiento la base de la corona de estas piezas, en coincidencia con lo mencionado para *E. obscurus* (Fig. 29 D).

El p1 se distingue por la presencia de una cúspide principal que constituye el punto más alto de un lófidio que probablemente corresponde al protocónido y metacónido coalescentes. En vista labial se aprecia (incluso más claro que en *E. obscurus*) el pliegue que correspondería a la columna del protocono, que en el p1 es delgado y constituye una cresta. Entre esta cresta y el extremo distolabial del diente se observa un valle probablemente homólogo al hipofléxido de las piezas más distales (Fig. 29 B). El p2 y el p3 mantienen rasgos comparables a los del p1, a la vez que adquieren otras características de tipo molariforme, similar a lo mencionado para *E. obscurus*. Presentan una cúspide principal que posicionalmente se corresponde con el metacono, el cual se proyecta distalmente a través de lo que probablemente sea un hipolófidio incipiente, y medialmente a través de un lófidio posiblemente correspondiente al protolófidio. En vista lingual se observa un cingúlido lingual (más evidente en el p2), el cual es casi indistinguible en los especímenes revisados de *E. obscurus*. El p4 muestra una forma muy similar a la del m1, aunque está partido y solo puede apreciarse la mitad labial. Lo que en los premolares precedentes constituye un valle, puede definirse con más precisión en el p4 como un hipofléxido entre el trigónido y el talónido. Es más grande que el p3 y el hipolófidio está más desarrollado.



**Fig. 29:** mandíbula y morfología oclusal de la dentición inferior *E. pascuali*. El asterisco señala el proceso posterointerno *sensu* Bond y Vucetich (1983).

Por su parte, el m1 está muy desgastado y su cara lingual algo deteriorada. Por tal motivo, no se puede precisar nada respecto de su morfología oclusal, excepto un trigónido y un talónido claramente identificables. El m2 es mucho más grande, principalmente por el mayor desarrollo del talónido. El hipofléxido está menos marcado y los lófidos tanto del trigónido como del talónido resultan indistinguibles producto del desgaste, el cual ha superado el nivel de base de los fléxidos meta-entolófido y ento-hipolófido. Sobre la cara lingual del talónido se observa un abultamiento que probablemente constituye el extremo lingual del entolófido. El m3 casi duplica el diámetro mesio-distal del m2, producto del gran desarrollo del talónido. En este caso sí se aprecia con claridad un fléxido lingual entre el paralófido y el metalófido (fléxido del trigónido), el fléxido meta-entolófido y el fléxido ento-hipolófido. Labialmente se observa un hipofléxido más marcado que en el m1 y m2. El extremo distal del hipolófido presenta un ensanchamiento (posiblemente un lófido derivado de un hipoconúlido) similar a lo mencionado para *E. obscurus* (Fig. 29 B).

#### 4.2.5 – “Notohippidae” n. gen., n. sp.<sup>6</sup>

**Holotipo** (pendiente de asignación formal): MPEF PV 2578 (porción anterior de un cráneo y mandíbula con la dentición superior e inferior casi completas)

**Especímenes incluidos:** solo el holotipo.

**Procedencia geográfica:** Barrancas Blancas (Estancia La Argentina, Dpto. Florentino Ameghino), sureste de Chubut, Argentina.

**Procedencia estratigráfica:** Formación Sarmiento, hallado en niveles cuya asociación faunística sugieren una edad postinguiririquense-predeseadense, identificado como nivel 1 en Dozo *et al.* (2014).

**Diagnosis-** La especie se distingue del resto de los “Notohippidae” (*sensu* Bond y López, 1993) por la siguiente combinación de caracteres: (1) tamaño (en base a las medidas palatales) considerablemente mayor al de *Eomorphippus obscurus*, comparable, e incluso mayor, a representantes típicos deseadenses como *Rhynchippus equinus* o *Eurygenium latirostris*, (2) fuerte retracción de los procesos

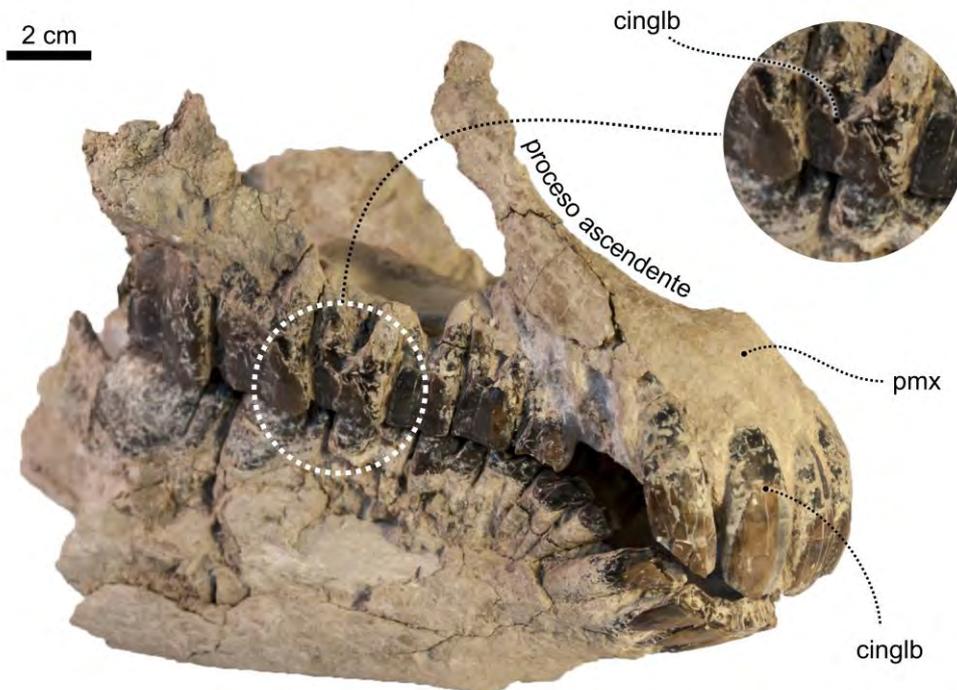
---

<sup>6</sup> El taxón está representado por un único espécimen, el cual se describe preliminarmente en el contexto de esta tesis. Si bien se encuentra aún bajo estudio, varios elementos mencionados en la diagnosis (también preliminar) sugieren fuertemente que se trataría de una nueva especie, y probablemente de un nuevo género.

ascendentes de los premaxilares y gran superficie premaxilar por encima de la línea alveolar, (3) arco premaxilar amplio pero redondeado, similar a *Eurygenium latirostris* pero con una mucho más acentuada constricción palatal a la altura del primer premolar, similar a lo observado en *Pascualihippus*, (4) grandes forámenes incisivos, similares a los observados en *Rhynchippus*, (5) cíngulo labial en incisivos superiores, especialmente notorio en el I2, (6) diámetro mesio-distal en los P3-M1 menor que el labio-lingual, a diferencia de *Eomorphippus*, (7) cíngulo labial bajo en el M1, apenas esbozado o ausente en otros molares y premolares, (8) incisivos inferiores procumbentes, con un cíngulo lingual bajo y una cresta longitudinal lingual insinuada a pesar del desgaste avanzado de las piezas, (9) fosétida trigónido-talónido en p4-m3, similar a lo observado en *Rhynchippus*, y (10) fosétida del entolófido y fosétida posterior persistentes en el m2 y m3 (y probablemente en el m1), similar a los géneros deseadenses *Rhynchippus* y *Mendozahippus*.

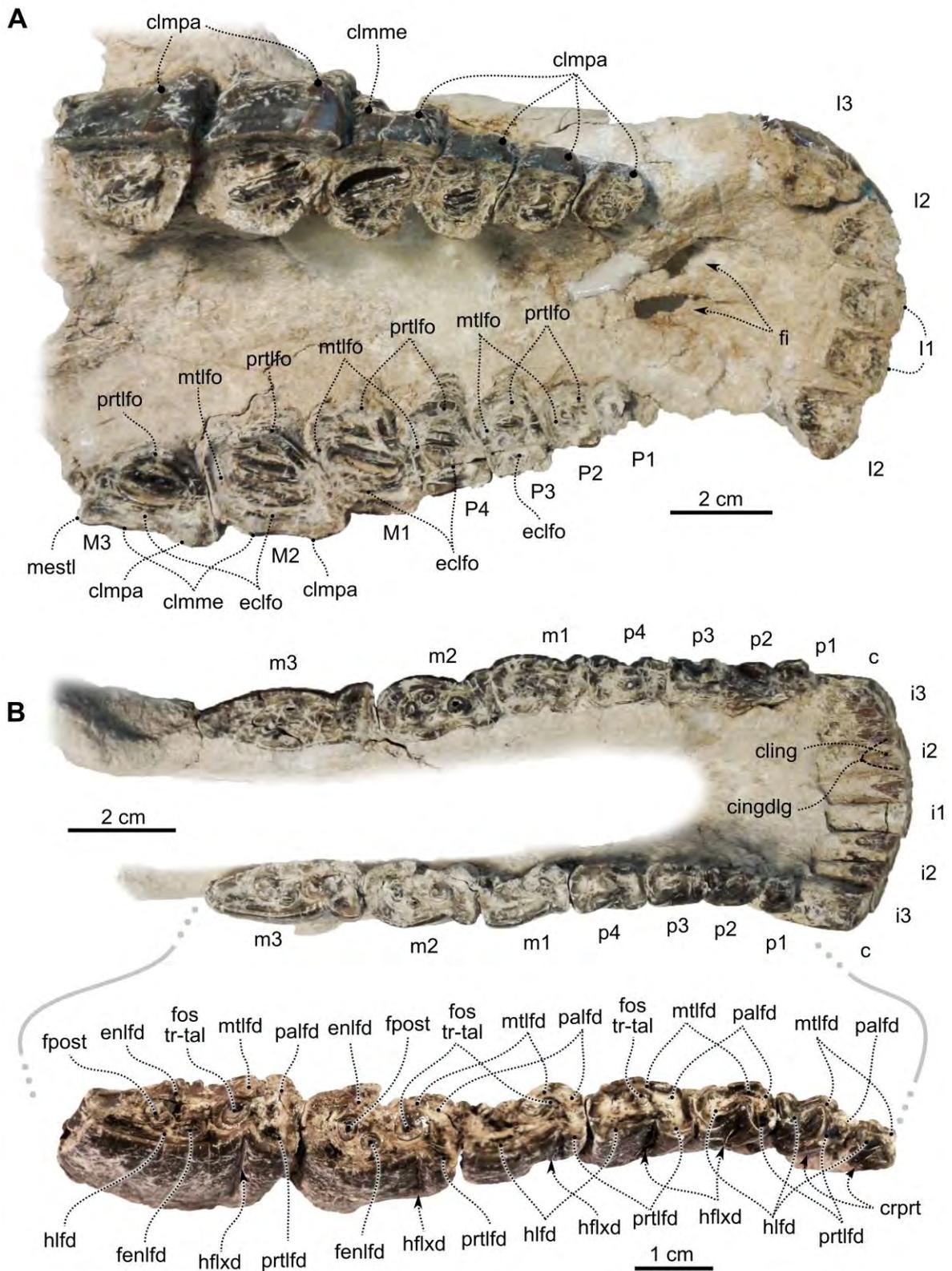
## Descripción

El espécimen consiste en la región anterior de un cráneo y mandíbula con la dentición superior e inferior casi completas (Figs. 30 y 31). La porción craneana conserva solo el paladar y casi toda la serie dentaria superior. La mandíbula muestra un evidente deterioro y falta la región posterior, aunque conserva toda la dentición. Lamentablemente está bastante fracturado, y se puede observar que la mandíbula está algo deformada. De cualquier manera, constituye uno de los especímenes más completos provenientes de la localidad Barrancas Blancas, y por comparación con el resto de los "Notohippidae", parece constituir un nuevo taxón.



**Fig. 30:** vista anterolateral del espécimen MPEF PV 2578 (“*Notohippidae*” n. gen., n. sp.). Fotografía L. Cheme Arriaga.

A nivel del cráneo, la única región que se puede describir en vista dorsal es el extremo anterior del morro (Fig. 30). Y es justamente aquí donde radica una de las características más llamativas. A diferencia del resto de los “*Notohippidae*” conocidos, los procesos ascendentes del premaxilar (solo se ha conservado del lado derecho) están fuertemente desplazados hacia atrás, de manera tal que la apertura nasal se muestra retraída. Si bien esta característica es común entre los “*Notohippidae*”, en este espécimen es mucho más notoria, y no parece a simple vista tratarse de una deformación tafonómica. Esta particularidad se acentúa además por los incisivos fuertemente procumbentes, que le dan al extremo anterior del morro una forma bastante peculiar.



**Fig. 31:** paladar y dentición superior (A) y mandíbula y dentición inferior (B) del espécimen MPEF PV 2578 (“*Notohippidae*” n. gen., n. sp.). Fotografías M.T. Dozo (A y vista general en B) y L. Cheme Arriaga (detalle en B).

## Región palatal y dentición superior

Si bien el paladar está completo, la preservación no es buena y no es posible identificar suturas (Fig. 31 A). Su forma es triangular, menos acentuada respecto de lo que se describirá más adelante para *Rhynchippus*, y similar a lo observado en *Pascualihippus*. Al igual que este último, presenta una notable constricción a la altura del alveolo del canino. Sin embargo, el arco premaxilar no es tan recto como en *Pascualihippus*, sino más bien en forma de U amplia, similar a lo observado en *Eurygenium latirostris* (ver más adelante). A nivel de los alveolos de los caninos, se observan claramente dos grandes y ovalados forámenes incisivos. A la altura del extremo posterior del paladar es posible advertir el borde anterior de las coanas y la base de las crestas pterigopalatinas, aunque nada se puede decir respecto de su forma y divergencia (Fig. 31 A)

**Dentición-** El paladar conserva las series I1-2, P1-M3 izquierda e I1-3, P2-M3 derecha. Presentan un desgaste avanzado, evidenciado fundamentalmente por el desgaste de los incisivos y de los premolares uno y dos (las fosas centrales están casi borradas). Si bien es difícil de juzgar (debido al desgaste), la altura relativa de las coronas es similar a lo observado en *Eomorphippus*, y muestra un patrón lofodonte típico caracterizado por la fusión de las cúspides que simplifican la morfología oclusal. Los incisivos son fuertemente procumbentes a nivel de la base y bien curvos. Son aproximadamente isodiamétricos (al menos en este estado de desgaste), siendo el I2 apenas mayor. Su cara labial es convexa y se distingue un cingulo próximo a la base de la corona. Producto del avanzado desgaste y a problemas de preservación, no se puede determinar si existe o no un cingulo lingual. El canino falta en ambos lados, aunque es posible observar los alveolos, principalmente vista lateral (Figs. 30 y 31 A).

El P1 se ha conservado solo del lado derecho y es notablemente más pequeño que el resto de los premolares, característica probablemente exagerada por el desgaste. Su contorno es aproximadamente circular, siendo su diámetro mesio-distal similar al labio-lingual. El desgaste mencionado impide describir otros aspectos de su morfología. En el P2 sí es posible distinguir la fosa central, aunque casi se ha borrado. También el desgaste es responsable de la masividad de los lofos, siendo imposible establecer límites claros entre ellos. A diferencia del P1, el contorno del P2 es más cuadrangular, siendo el diámetro mesio-distal similar al labio-lingual. Por su parte, el

P3 y el P4 son muy similares, y solo se diferencian por el mayor tamaño de este último. También presentan un contorno cuadrangular, pero en este caso el diámetro mesio-distal es menor que el labio-lingual, similar a lo que se mencionará más adelante para *Eurygenium latirostris*. La fosa central es oblicua y el protofofo masivo, al igual que el ectofofo. Distalmente, la fosa central está limitada por un también masivo metalofo transversal. Tanto en el P2, como en el P3 y P4, se distingue con claridad la ondulación correspondiente a la columna del paracono sobre la cara labial (Fig. 31 A).

El M1 es similar al P4, aunque mucho más grande. Su contorno es cuadrangular, y su diámetro labio-lingual es mucho mayor que el mesio-distal. No se distingue con claridad el patrón de crestas originadas a partir del ectofofo (debido al mencionado desgaste) aunque se insinúan dos ondulaciones (apenas notorias en el M1 y M2 izquierdos) que podrían corresponder a esbozos de la primera y segunda cresta. El ectofofo es bien ancho, el protofofo está más desarrollado que en el P4 y la fosa central está cerrada distalmente por un metalofo transversal. El M2 es el más grande de los molares, su contorno es trapezoidal y el ectofofo es aún más ancho que en el M1. Sobre la cara labial se distingue la columna del paracono, y por delante de esta, un suave parastilo. Al igual que el M1, un masivo metalofo transversal limita distalmente la fosa central (Fig. 31 A). Por su parte, el M3 es claramente triangular, principalmente debido al hipocono reducido. El protofofo está mucho menos desarrollado que en el M2 y la fosa central está apenas cerrada distolingualmente, sugiriendo que en estados de menor desgaste habría estado abierta. El extremo mesiolabial del paralofo es agudo, aunque no llega a constituirse en un parastilo evidente. Esta misma condición se observa a nivel del extremo distal del ectofofo, que al igual que en el resto de las piezas, es bien ancho.

### Mandíbula y dentición inferior

Solo se ha conservado la rama horizontal (algo deformada) de ambas hemimandíbulas, más alta que en *Eomorphippus*, y similar a lo que se describirá para géneros deseadenses típicos como *Morphippus*, *Rhynchippus* o *Eurygenium*. Tanto el ángulo mandibular como la rama ascendente faltan por completo del lado derecho, mientras que apenas se ha preservado su base del lado izquierdo (Fig. 31 B).

Afortunadamente conserva toda la dentición, que a pesar de su desgaste, permite apreciar claramente la morfología oclusal, principalmente de los premolares y molares.

**Dentición-** Los incisivos crecen en tamaño distalmente. Como se mencionó, presentan un gran desgaste, por lo cual no se puede tener una idea acabada de la forma de la corona. Son procumbentes, siendo una generalidad para los Toxodontia, y se puede identificar, a pesar del desgaste, el cingúlido lingual. En vista oclusal, se observa una ondulación que probablemente corresponda a una cresta longitudinal lingual. El canino es incisiforme y su diámetro mesio-distal es mayor, en relación al labio-lingual, que en los incisivos. Al igual que los incisivos, muestra el característico cingúlido lingual (Fig. 31 B).

El p1 y el p2 son muy similares, y su forma recuerda a la de *Eomorphippus*. Producto del desgaste, el paralófidio (lingual), protolófidio (labial) y metalófidio (proyección distolingual del trigónido) están fusionados. A su vez, el extremo distal del metalófidio está fusionado con el hipolófidio, el cual constituye el único lófidio del talónido. A nivel del paralófidio se distingue una cresta distolabial (cresta del protocónido), similar a lo mencionado para *Pampahippus* y *Eomorphippus*. El p3 y p4 son de aspecto más molariforme. El hipolófidio es bien ancho, probablemente por haberse fusionado con el entolófidio producto del desgaste. En el caso del p4, se distingue la foseta trigónido-talónido, probablemente derivada del fléxido meta-entolófidio. Entre el trigónido y el talónido se observa un hipofléxido típico (Fig. 31 B).

La morfología oclusal de los molares también está muy simplificada por el desgaste. El m1 está algo deteriorado en ambos lados, pero es posible identificar la fosétida trigónido-talónido y los últimos rastros de lo que probablemente sea la fosétida del entolófidio. Respecto del trigónido, es notablemente más corto que en el p4 y que en los molares posteriores. Por su parte, el m2 y m3 están mejor preservados, y se identifican con claridad la foseta trigónido-talónido, la fosétida del entolófidio y la fosétida posterior, esta última originada por la fusión del extremo distal del entolófidio con el extremo distolingual del hipolófidio (Fig. 31 B). La diferencia más notoria entre estas dos piezas es el mayor tamaño del m3, no solo debido al mayor tamaño del trigónido en comparación con el m1, sino principalmente por el gran desarrollo del talónido. En cuanto a la cara labial, el hipofléxido es más evidente.

## 5: ANATOMÍA CRANEANA Y SISTEMÁTICA DE LOS GÉNEROS DESEADENSES Y POSTDESEADENSES

A diferencia del capítulo anterior, los taxones que se describen en las siguientes secciones corresponden a géneros morfológicamente más afines a representantes típicos como *Rhynchippus*, *Eurygenium* o *Morphippus*, considerados “Notohippidae” incluso bajo la definición *sensu stricto* propuesta por Simpson (1967a). La aproximación metodológica para el abordaje de las descripciones fue la misma, aunque en el caso de especímenes excepcionalmente preservados (principalmente a nivel de la región auditiva y del basicráneo), se realizó un escaneo para la obtención de datos por tomografía. La información obtenida mediante esta metodología complementó la observación clásica, siguiendo los mismos criterios de zonificación mencionados en la sección 4.1.2. Si bien en el contexto de esta tesis las descripciones se circunscribieron exclusivamente al cráneo y a la mandíbula, es oportuno mencionar que en el caso de *Rhynchippus*, *Eurygenium*, *Mendozahippus*, *Moqueguahippus* y *Argyrohippus* se conoce material postcráneo, en algunos casos muy completo (Ameghino, 1902a; Loomis, 1914; Shockey, 1997; Shockey *et al.*, 2009, 2012; Cerdeño y Vera, 2010).

### 5.1 –Aproximación descriptiva complementaria: obtención de datos por tomografía

La selección de los especímenes que fueron sometidos a esta técnica tuvo en cuenta no solo su preservación sino también las posibilidades de gestión (autorización por parte de los museos correspondientes) y logísticas (disponibilidad de equipos en las inmediaciones de las colecciones con el fin de minimizar las distancias de traslado de los especímenes). En todos los casos se utilizaron equipos de uso médico y se contó con la asistencia del personal técnico de las instituciones, no solo para su operación, sino también para la adaptación de los protocolos para el análisis de material fósil. El listado de los especímenes tomografiados, instituciones y parámetros específicos se proveen en la tabla 2. Las imágenes fueron exportadas en formato DICOM (resolución de 512 x 512 píxeles). El *re-slicing* (reconstrucción de la

serie a lo largo de los otros dos ejes espaciales), segmentación y obtención de los modelos tridimensionales, fueron realizados mediante el software 3D Slicer (v3.6.3 y 4.0.1).

**Tabla 2:** Especímenes sometidos a análisis por tomografía

Espécimen	Taxón	Institución	Potencia	Amperaje	Espaciado
<b>MPEF PV 695</b>	<i>Rhynchippus equinus</i>	IDECH <sup>1</sup>	120 kv	30 mA	0,800 mm
<b>MPEF PV 695 (oído)</b>	<i>Rhynchippus equinus</i>	IDECH <sup>1</sup>	140 kv	60 mA	0,500 mm
<b>MACN A 52-61</b>	<i>Rhynchippus pumilus</i>	Hsp. Nac. Prof. A. Posadas <sup>2</sup>	120 kv	201 mA	0,375 mm
<b>UNPSJB PV 60</b>	<i>Eurygenium latirostris</i>	IDECH <sup>1</sup>	120 kv	65 mA	1 mm
<b>MCNAM PV 4004</b>	<i>Mendozahippus fierensis</i>	FUESMEN <sup>3</sup>	120 kv	200 mA	0,625 mm

**Tabla 2:** especímenes sometidos a análisis, instituciones en la que se realizaron y parámetros específicos de cada uno (modo helicoidal en todos los casos).

(<sup>1</sup>) Instituto de Diagnóstico del Este de Chubut, Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

(<sup>2</sup>) Hospital Nacional Profesor Alejandro Posadas, El Palomar, Buenos Aires, Argentina.

(<sup>3</sup>) Fundación Escuela de Medicina Nuclear, Mendoza, Argentina.

## 5.2 –Sistemática paleontológica

MAMMALIA Linnaeus, 1758

LAURASIATHERIA Waddell *et al.*, 1999

PANPERISSODACTYLA Welker *et al.*, 2015

NOTOUNGULATA Roth, 1903

TOXODONTIA Owen, 1853

“NOTOHIPPIDAE” Ameghino, 1894

### 5.2.1 - *Rhynchippus* Ameghino, 1897

**Especie tipo:** *Rhynchippus equinus* Ameghino, 1897.

**Taxones incluidos:** *Rhynchippus equinus* Ameghino 1897, *Rhynchippus pumilus* Ameghino 1897 y *Rhynchippus brasiliensis* Soria y Alvarenga 1989. La especie

*Rhynchippus medianus* Ameghino 1901 es considerada sinónimo de *Rhynchippus pumilus* (catálogo inédito de Patterson, 1952; Ribeiro, 1994).

**Distribución geográfica y estratigráfica:** Argentina (Patagonia), Brasil (Taubaté) y Bolivia (Salla). Niveles de EM Deseadense (Oligoceno superior) de la Formación Sarmiento, Formación Tremembé (Oligoceno superior) y “estratos de Salla” (*Salla Beds*), (Oligoceno superior) (Soria y Alvarenga, 1989; Shockey, 1997).

**Diagnosis ampliada**– El género se distingue por la siguiente combinación de caracteres: (1) arco premaxilar redondeado, similar a *Mendozahippus* y *Eurygenium*, claramente diferente al arco premaxilar transversalmente expandido de *Pascualihippus*, (2) paladar triangular, más amplio que el de *Mendozahippus* y sin la constricción exhibida por *Pascualihippus*, y en menor medida, por *Eurygenium*, (3) dos grandes forámenes incisivos en el premaxilar, claramente visibles en el extremo anterior del paladar, (4) nasales más angostos y alargados que los de *Eurygenium*, con una leve constricción en su porción media, similar a lo observado en *Mendozahippus*, (5) procesos postorbitales robustos y dirigidos posterolateralmente, (6) cresta sagital menos marcada que en *Eurygenium* y más corta que en *Mendozahippus*, (7) cresta nugal proyectada posteriormente, (8) incisivos superiores decrecientes en tamaño desde el I1 al I3, (9) canino superior más pequeño que el I3 y el P1, (10) tamaño de los premolares superiores creciente mesiodistalmente P1 al P4, (11) cingulo mesiolingual (alto, derivado de la apertura mesiolingual del valle central) en los premolares superiores que puede borrarse con el desgaste, similar a lo observado en *Pascualihippus*, (12) fosa central abierta lingualmente en el M2 y M3, que eventualmente se cierra en estadíos avanzados de desgaste, (13) cingulo distal en los molares superiores (puede devenir en una foseta distal que incluso desaparecer en estadíos avanzados de desgaste), (14) cara labial de los incisivos superiores convexa, (15) cingúlido lingual bien marcado en los incisivos inferiores, el cual puede desaparecer en estadíos muy avanzados de desgaste, (16) caninos inferiores incisiviformes y con un cingúlido lingual, (17) talónido mucho más largo que el trigónido y separados por un conspicuo pliegue labial del esmalte, (20) conspicuo pliegue meta-entocónido y ento-hipocónido que se convierten en fosétidas y eventualmente desaparecen en estadíos avanzados de desgaste.

*RHYNCHIPPUS EQUINUS* Ameghino, 1897

**Lectotipo** : MACN A 52-31<sup>1</sup> (raíz de I1 derecho, I1-C izquierdos, fragmento de maxilar izquierdo con P1-M3, M3 derecho aislado y mandíbula [sin las ramas ascendentes] con la dentición completa pero muy gastada).

**Especímenes incluidos:** MACN A 52-32 (región facial del cráneo con dentadura), MACN A 52-33 (fragmento de premaxilar y maxilar con I1-3 derechos e I1-P1 izquierdos), MACN A 52-49 (región facial del cráneo con la dentición superior), MACN A 52-50 (fragmento de hemimandíbula derecha con m2-3 rotos), MACN A 52-51 (fragmento de hemimandíbula derecha con m2-3), MACN A 52-52 (porción anterior de hemimandíbula izquierda con i2-m1 muy deteriorados), MACN A 52-53 (P4? izquierdo), MACN A 52-54 (incisivo superior), MACN A 52-55 (m2 derecho), MACN A 52-56 (m1? derecho), MACN A 52-57 (astrágalo derecho), MACN A 52-59 (porción anterior y dorsal posterior del cráneo con ambas series C-M3 e incisivos aislados, originalmente asignado a *Morphippus imbricatus*), MACN A 52-64 (p2-3? y m2 izquierdos), MACN A 52-82 (lote de dientes inferiores), MACN A 52-85 (fragmento de maxilar izquierdo con P4-M3, considerado originalmente como holotipo de *Eurygenium normalis*), FMNH P 13287 (fragmento de paladar casi completo con I1-M3 izquierdos e I1-I3, P1-M1 derechos), FMNH P 13400 (m1-2 izquierdos), FMNH P 13410 (cráneo y mandíbula muy completos con toda la dentición), FMNH P 13420 (cráneo casi completo aunque algo deformado), FMNH P 13520 (ectocuneiforme izquierdo, falange y metatarsales II, III y IV), FMNH P 14658 (fragmento de hemimandíbula derecha con m3 y m1 suelto, y fragmentos de dientes sueltos), MPEF PV 695 (cráneo casi completo con P1-M3 izquierdos e I1-I3, P1-M1 derechos), MPEF PV 1458 (fragmento hemimandibular derecho con p2-m3, fragmento premaxilomaxilar con I3-P2, y algunas piezas de la dentición anterior sueltas y muy deterioradas), MPEF PV 5984 (fragmento de maxilar y fragmento de mandíbula soldados en posición de oclusión parcialmente desplazada), AMNH FM 14152 (fragmento de hemimandíbula derecha con p3-m3), ACM 3191 (cráneo y mandíbula con gran parte de la dentición y material postcráneo [porción distal del húmero]),

---

<sup>1</sup> Al momento de la descripción de la especie (Ameghino, 1897) no se seleccionó un holotipo a partir de la serie tipo. Patterson (1952, catálogo inédito) designó al espécimen MACN A 52-31 como lectotipo. Sin embargo, y a pesar de ser ampliamente conocido en el ámbito de los Notoungulata, se trata de un manuscrito no publicado, por lo que si la designación formal del lectotipo no ha sido considerada válida, lo es a partir de la presente propuesta.

ACM 3289 (hemimandíbula derecha con rama ascendente completa y p2-m3), ACM 3291 (vértebras, porción distal de radio y ulna, carpales, metacarpales, falanges, fémur, tibia, fibula y calcáneo derecho), ACM 3329 (cráneo y fragmento de mandíbula con gran parte de la dentición, muy deteriorados).

**Procedencia geográfica:** Cabeza Blanca, sureste de Chubut y Pico Truncado, noreste de Santa Cruz, Argentina.

**Procedencia estratigráfica:** niveles de EM Deseadense (Oligoceno superior) de la Formación Sarmiento.

**Diagnosis ampliada**– La especie se distingue por la siguiente combinación de caracteres: (1) tamaño notablemente mayor que *R. pumilus* y levemente mayor que *R. brasiliensis*, (2) foseta central en los molares superiores bifurcada en su extremo anterior producto de una cresta intermedia y 2<sup>da</sup> cresta más marcadas que en *R. pumilus* y *R. brasiliensis*, aunque puede atenuarse (e incluso borrarse) en estadios avanzados de desgaste, (3) húmero con epicóndilo pequeño, (4) fosa supratroclear (moderadamente excavada) y anconeal (bien excavada) conectadas por una conspicua fenestra, (5) fémur con cabeza pequeña y cuello corto, (6) fosa para el ligamento redondo en la cara posterior de la cabeza del fémur, (7) trocánter mayor robusto y rugoso, (8) trocánter menor prominente, ubicado debajo de la cabeza del fémur, (9) tercer trocánter ubicado a mitad de la diáfisis, (10) tibia y fibula levemente más largas que el fémur y fusionadas en su extremo proximal, (11) miembros anteriores y posteriores tridáctiles.

Esta revisión está basada en la diagnosis original (Ameghino, 1897) y complementada con observaciones propias y características postcraneanas mencionadas por Loomis (1914). En su diagnosis, Ameghino mencionó además una mayor diferencia de tamaño entre el I1 y el I3 en *R. equinus* respecto de *R. pumilus*. Sin embargo, no se ha podido corroborar aquí dicha diferencia, por lo cual no ha sido incluida en la diagnosis.

## Descripción

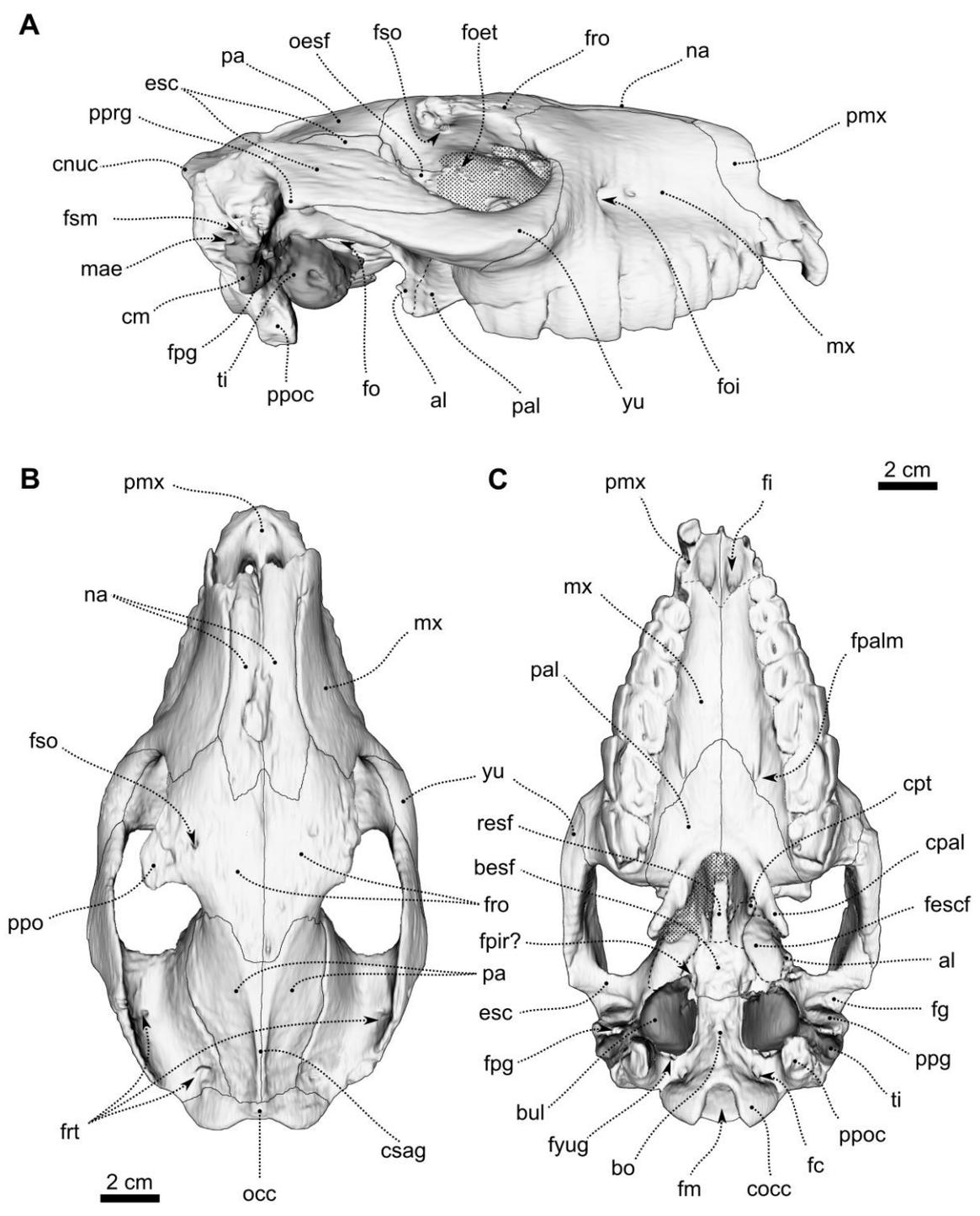
Uno de los aspectos más notorios en relación a la morfología general del cráneo de *R. equinus* (compartido con *R. pumilus*), es el suave ensanchamiento que presenta a nivel de la porción anterior de los arcos cigomáticos. Esta característica, combinada con nasales estrechos y alargados, le confieren un aspecto más esbelto y menos

robusto (principalmente en vista dorsal) en comparación, por ejemplo, con *Eurygenium* o *Pascualihippus* (Fig. 32). Por ser el notohippido más abundante en el registro y por la existencia de especímenes excepcionalmente completos y bien preservados (uno de ellos sometido a análisis por tomografía), fue posible una descripción muy detallada, incluyendo aspectos morfológicos endocraneanos.

### Región nasofacial y neurocraneana dorsal

Los premaxilares constituyen la base y paredes de la apertura nasal. En vista lateral, la sutura premaxilo-maxilar describe un recorrido en “S” entre el margen alveolar externo del canino y el margen lateral del nasal (Fig. 32 A). Los nasales son angostos y alargados en sentido anteroposterior. Si bien no se puede apreciar su extremo anterior en ninguno de los especímenes (ni siquiera en los excepcionales MPEF PV 695 y FMNH FM 13410), se observa claramente que alcanzan los procesos ascendentes de los premaxilares. El margen lateral de los nasales es suavemente curvo, de manera tal que su menor ancho se registra a la altura del M2. Su ancho máximo se registra justo por delante de su contacto con los frontales. Su extremo posterior se extiende más allá del margen anterior de las órbitas y están separados por proyecciones de los frontales que se introducen levemente (a modo de cuña) entre los nasales, por lo que la sutura naso-frontal exhibe un recorrido en forma de “W” (Fig. 32 B).

Los maxilares constituyen gran parte del morro, casi la totalidad de las paredes de la cavidad nasal y gran parte del paladar secundario. El aspecto más notorio en vista lateral son los grandes y ovalados forámenes infraorbitales, situados por delante de la órbita a la altura del extremo mesial del M2. Constituyen la apertura facial del canal infraorbital para el paso del nervio, arteria y vena infraorbitales (Muchlinski, 2008). La apertura posterior del canal infraorbital se ubica dentro de la cavidad de la órbita, bien adelante y por debajo del lacrimal (Fig. 32 A).



**Fig. 32:** reconstrucción 3D del cráneo *Rhynchippus equinus* (MPEF PV 695) en vista lateral (A), dorsal (B) y ventral (C).

Los frontales son relativamente cortos, planos y lateralmente proyectados mediante los procesos postorbitales, los cuales están perforados por los canales supraorbitales, pasaje de nervio y vasos supraorbitales. La apertura ventral de este canal se ubica dentro de la cavidad de la órbita, cerca de la base de los procesos postorbitales. A mitad de camino entre las aperturas dorsal y orbital, el canal supraorbital parece estar en comunicación con los senos frontales o con el espacio diploico. Desde la base de los procesos postorbitales se originan las crestas frontales, que en el caso de *R. equinus* están apenas insinuadas y se dirigen posteromedialmente hasta confluir y conformar la cresta sagital (Fig. 32 B).

Dorsalmente, el neurocráneo está constituido por los parietales, levemente convexos y separados en su extremo anterior por los procesos posteriores de los frontales. Por detrás de los procesos postorbitales se observa una constricción postorbital, la cual coincide intracranialmente con el extremo anterior del lóbulo frontal. Posteriormente, la sutura interparietal corre a lo largo de la cresta sagital hasta alcanzar a la sutura parieto-occipital a nivel de la cresta nual. La ausencia de suturas que evidencien la presencia de interparietales puede deberse a la fusión de estos elementos tempranamente durante la ontogenia. Lateralmente, los parietales están limitados por el escamoso, el cual constituye gran parte de la pared de la bóveda craneana (Fig. 32 B).

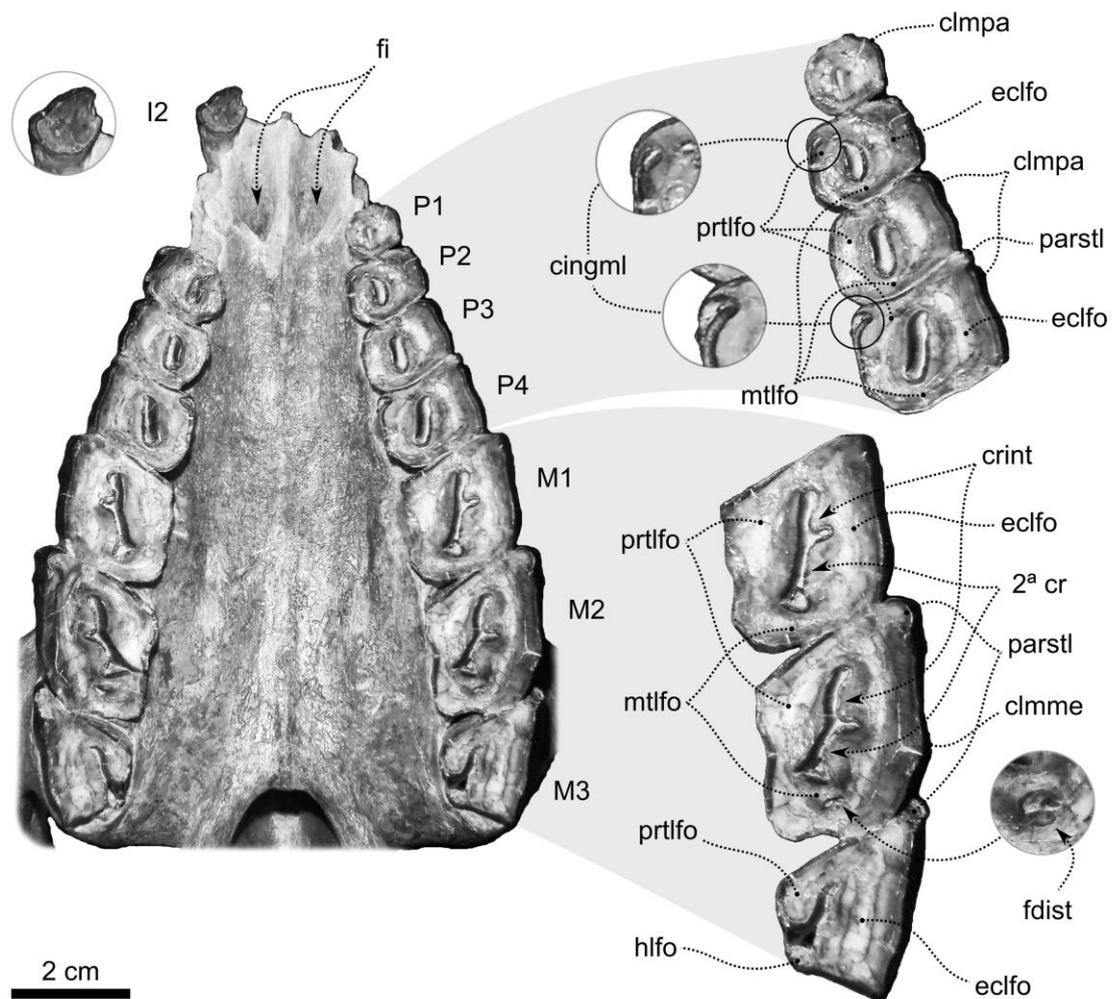
Además de conformar la pared lateral del cráneo, el escamoso constituye la teca epitimpánica. Anteriormente, los procesos cigomáticos de los escamosos forman la porción posterior de los fuertemente comprimidos arcos cigomáticos. En vista lateral (y siendo un rasgo típico de los Notoungulata), los arcos cigomáticos corren de manera oblicua, de tal forma que la fosa glenoidea (de amplio desarrollo transversal) se ubica bien por encima del plano definido por el piso de la órbita. Está precedida por el proceso preglenoideo (sobre el margen ventral del arco cigomático) y posteriormente limitada por el proceso retroarticular o postglenoideo. Posteriormente, la cresta cigomática (o postcigomática) se atenúa y se continúa con la cresta nual (Fig. 32 A). A nivel de la base de los procesos cigomáticos del escamoso y próximos a la sutura escamoso-occipital, se distinguen con claridad dos forámenes pares. Estos forámenes están probablemente asociados a vasos que irrigan la región temporal, ya que se conectan internamente con la cavidad que posiblemente alojara

al seno venoso temporal y otros elementos vasculares que se mencionarán más adelante (Fig. 32 B).

En vista lateral, la línea dorsal media es suavemente convexa, por lo que la altura máxima se registra a nivel de los procesos postorbitales. Las orbitas son casi circulares y abiertas posteriormente. Anteroventralmente se observa una cresta facial no muy desarrollada, probablemente asociada a la inserción del músculo masetero. La sutura maxilo-yugal se dirige ventralmente desde el borde anterior de la órbita, siguiendo su curvatura hasta alcanzar la cresta facial, a partir de la cual se dirige posteriormente hasta el borde ventral del arco cigomático (Fig. 32 A y C).

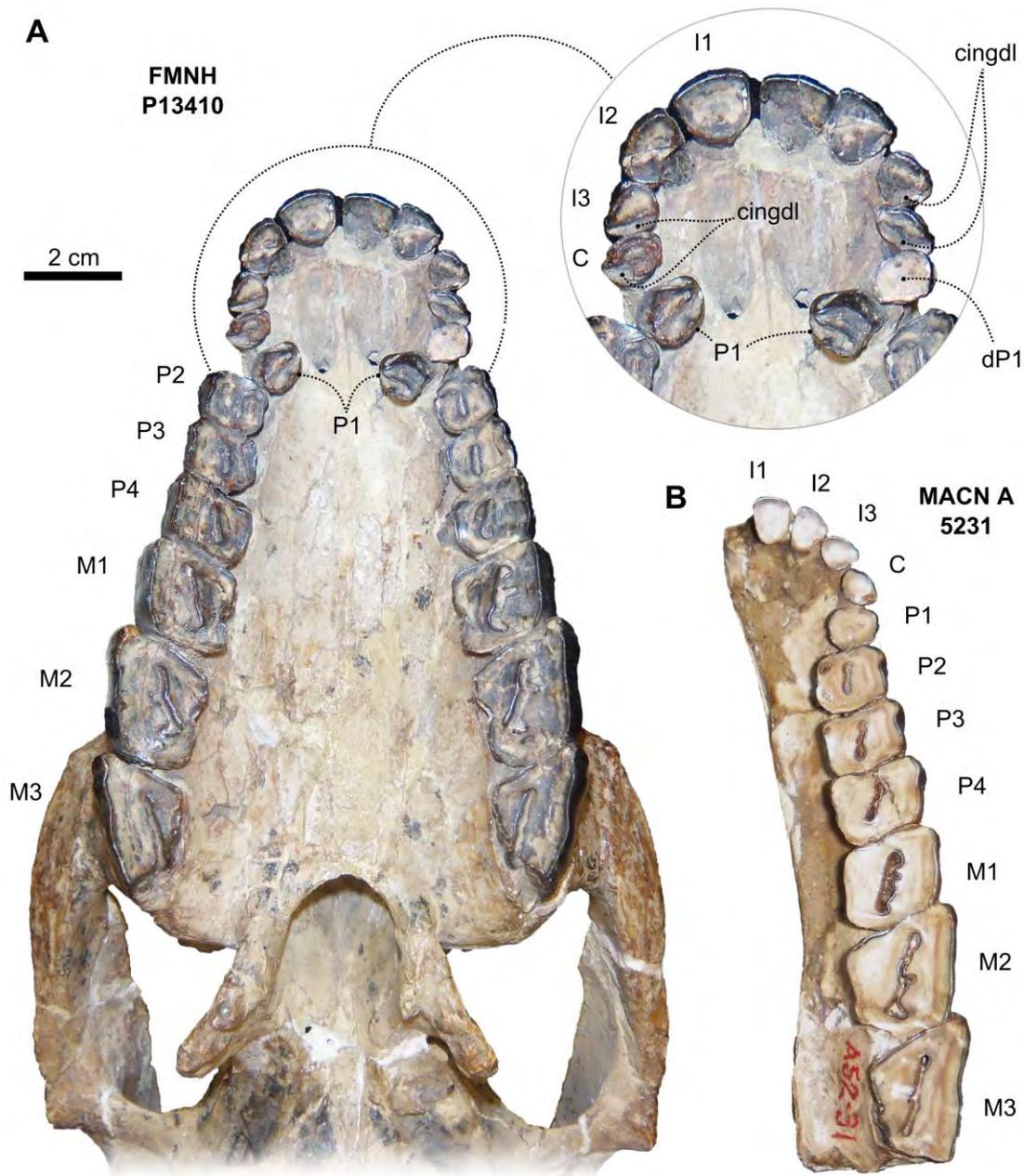
### Región palatal y dentición superior

Como se mencionó en la diagnosis del género, presenta un morro angosto y un arco dental en forma de "U". El paladar es triangular y se destacan en la región anterior (constituida por el premaxilar) los forámenes incisivos, de gran tamaño y separados por una suave cresta sobre el plano sagital (Figs. 32 C y 33). La sutura premaxilo-maxilar no se distingue con total claridad pero parece originarse a nivel del alveolo de los caninos y dirigirse en sentido posteromedial hasta alcanzar la línea media aproximadamente a la altura del extremo distal del P1. La apertura dorsal de los forámenes incisivos puede verse a nivel del piso de la cavidad nasal en vista anterodorsal. La sutura maxilo-palatina se origina a nivel del M1 sobre la línea media y se dirige en dirección posterolateral hacia la base del paladar. Justo por delante de la sutura, a nivel del M2, se distinguen los forámenes palatinos mayores (apertura anterior de los canales palatinos posteriores). Estos se abren hacia adelante y están precedidos por los surcos palatinos, los cuales disminuyen gradualmente hasta desaparecer a la altura del extremo mesial del M1 (Fig. 32 C). Los canales palatinos posteriores se dirigen en dirección posterodorsal hasta la cavidad de la órbita.



**Fig 33:** paladar y dentición de *Rhynchippus equinus* (MPEF PV 695).

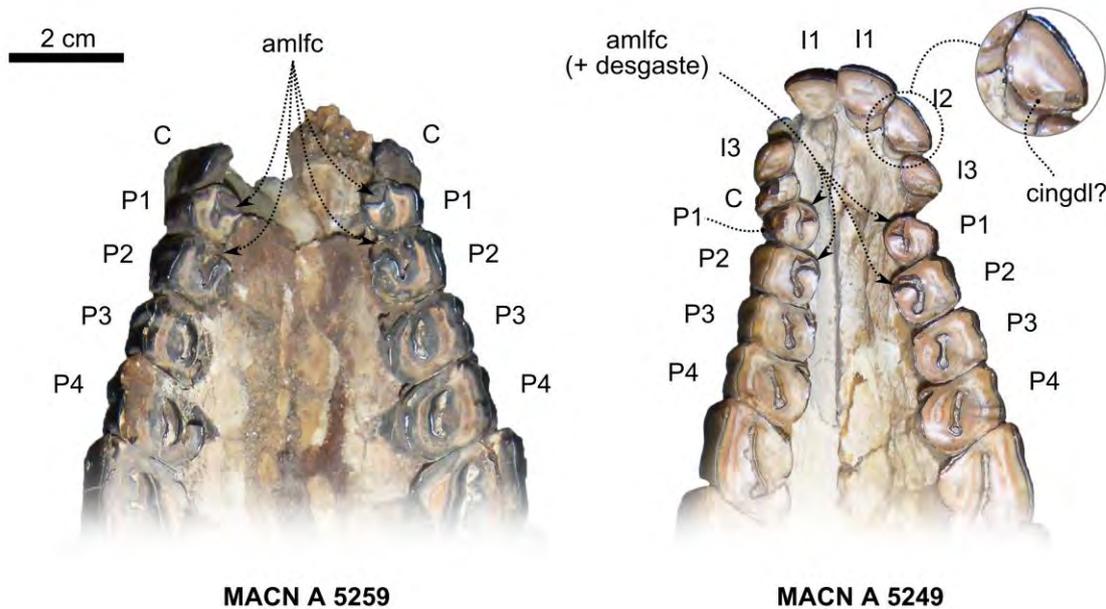
**Dentición**– *R. equinus* presenta una dentición lofodonte e hipsodonte. No presenta diastema. Los incisivos (decrecientes en tamaño mesiodistalmente) se insertan alineados, siguiendo la forma redondeada del arco premaxilar (Fig. 33). El I1 e I2 presentan una morfología muy similar (Figs. 33 y 34), con una cara labial levemente convexa. Producto de la mecánica de desgaste, la superficie oclusal es bien oblicua, siendo el borde labial mucho más afilado y recto que el borde lingual. No se ha podido identificar el “surco longitudinal” mencionado por Loomis (1914) en ninguno de los especímenes revisados, pero sí se observa en el I2 del espécimen MACN A 52-49 (Fig. 35) una foseta que podría ser interpretada como reminiscencias del cingulo distolingual.



**Fig. 34:** paladar, dentición superior y detalle del arco premaxilar de *Rhynchippus equinus*.

El I3 presenta una morfología distinta al I1 e I2, muy similar a la del C (Fig. 34). Esto puede observarse solo en especímenes con moderado a poco desgaste, como en el caso de MACN A 52-49 (Fig. 35), FMNH P 13410 (Fig. 34 A) y FMNH P 13420. Tanto el I3 como el canino son de menor tamaño que los incisivos 1 y 2, con su diámetro mesio-distal mucho mayor que el labio-lingual y una foseta central en la zona

distolingual de desarrollo transversal, mencionada por Loomis (1914) solo para el canino. En especímenes con gran desgaste (como es el caso del lectotipo) es imposible apreciar esto, e incluso el I3 desgastado puede parecerse más al I2 que al C (Fig. 35 B). Sin embargo, sus proporciones (diámetro mesio-distal/diámetro labio-lingual) son similares a las del canino.



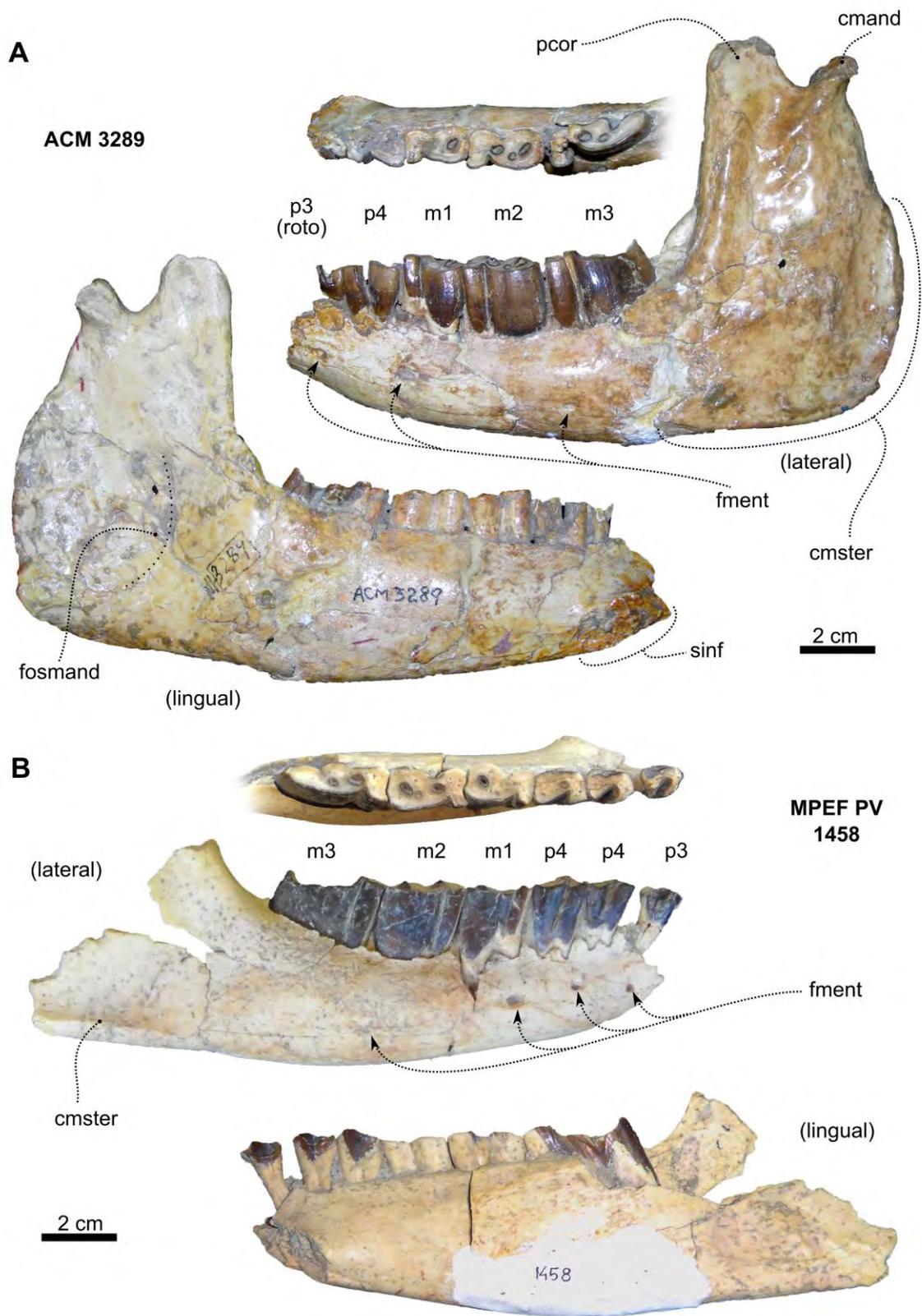
**Fig. 35:** dentición anterior de *Rhynchippus equinus*.

Los premolares presentan una fosa central alargada en sentido mesio-distal que en estadios muy tempranos de desgaste se abre anterolingualmente. El P1 presenta una superficie oclusal de aspecto circular, a diferencia del resto de los premolares que son claramente cuadrangulares, con un diámetro mesio-distal similar (o apenas menor) que el labio-lingual. Respecto del cíngulo mesiolingual mencionado en la diagnosis, es importante destacar que su morfología resulta bastante variable en función del desgaste. En el espécimen MACN A 52-59 (poco desgaste) se observa que el valle central se abre mesiolingualmente tanto en el P1 como en el P2, y el cíngulo se identifica claramente (Fig. 35 A). Por el contrario, en especímenes con un desgaste muy avanzado (como el lectotipo), solo se aprecia una pequeña foseta mesiolingual en el P1 y en el P2 (Fig. 34 B).

Respecto de los molares, presentan una morfología oclusal claramente romboidal y asimétrica producto del gran desarrollo del paralofo (acentuado por la presencia de un marcado parastilo) y del ectofofo. El M1 y el M2 presentan una fosa central bifurcada en su extremo anterior, claramente visible en especímenes con poco desgaste y apenas perceptible en aquellos en los cuales hay un desgaste avanzado. Esta bifurcación delimita dos proyecciones linguales del ectofofo, la “cresta intermedia” y la “segunda cresta+crochet”, siguiendo la interpretación de Billet (2011). Además de la fosa central, una pequeña foseta (probablemente la foseta distal) se observa en aquellos especímenes con menor desgaste. El M3 es más pequeño que el M1 y el M2 producto del menor desarrollo del protofofo y de un hipolofo apenas incipiente. En la mayoría de los especímenes la fosa central está abierta distolingualmente, aunque como se observa en el lectotipo (Fig. 34 B), parece cerrarse en estadios muy avanzados de desgaste.

#### Mandíbula y dentición inferior

Al igual que los elementos craneanos, la mandíbula está representada por abundantes restos que permiten una apreciación integral de la pieza y de la dentición inferior. Es más robusta en comparación con los taxones predeseadenses, no solo a nivel de la rama horizontal sino también en relación a la rama ascendente. El margen anterior de la rama ascendente es bien recto, y el proceso coronoides apenas excede la altura del cóndilo mandibular. La curvatura del borde exterior del ángulo mandibular es aproximadamente circular, apenas acentuada en un punto pero sin llegar a insinuarse la presencia de un proceso angular (Fig. 36).



**Fig. 36:** mandíbula de *Rhynchippus equinus* en base a los especímenes ACM 3289 (A) y MPEF PV 1458 (B). Fotografía (A) M.T. Dozo.

El margen ventral de la rama horizontal es levemente convexo, acompañando la curvatura de la línea alveolar. Si bien se distingue una constricción muy sutil por delante del ángulo mandibular, es casi imperceptible en comparación con la fuerte constricción preangular de *Eomorphippus*. La gran profundidad mandibular es consistente con una mandíbula capaz de contener piezas hipsodontes, las cuales se proyectan profundamente por debajo de la línea alveolar. La sínfisis mandibular se extiende aproximadamente hasta el extremo distal del p3. En vista medial no se aprecia un surco milohioideo marcado, mientras que la fosa mandibular es amplia y no se distingue el foramen mandibular. En vista lateral se observan al menos cuatro forámenes mentonianos (a la altura del extremo mesial del m3, m1, p4 y p3). A nivel del ángulo mandibular se observa una cresta masetérica moderadamente marcada (Fig. 36).

**Dentición**– Los incisivos son anchos, moderadamente procumbentes, alineados y contenidos en el arco dental. Presentan un profundo cingúlido lingual que se origina en la base de la corona y se proyecta a lo largo de la misma hasta el borde oclusal en el i1 e i2, y hasta la mitad de la altura de la corona en el i3. Además del cingúlido, presentan una costilla o carena que recorre la cara lingual y que se acentúa hacia el extremo oclusal. Esta costilla es notablemente más marcada en el i3 y en el c, el cual presenta una morfología muy similar al i3 (Fig. 37 A).

La morfología oclusal de los premolares resulta difícil de describir debido a su variabilidad en función del desgaste. Al igual que en otros notohípidos, muestran un cambio relativamente gradual desde el p1 (comparable en muchos aspectos al canino) y el p4 (claramente molariforme). El p1 presenta un trigónido caracterizado por un pliegue (crístida) que se proyecta posterolabialmente desde lo que podría considerarse un protolófido incipiente, y un metalófido a partir del cual se origina una cresta que primero se dirige distalmente y luego gira mesiolingualmente constituyendo lo que podría considerarse un cingúlido lingual (Fig. 37 A).

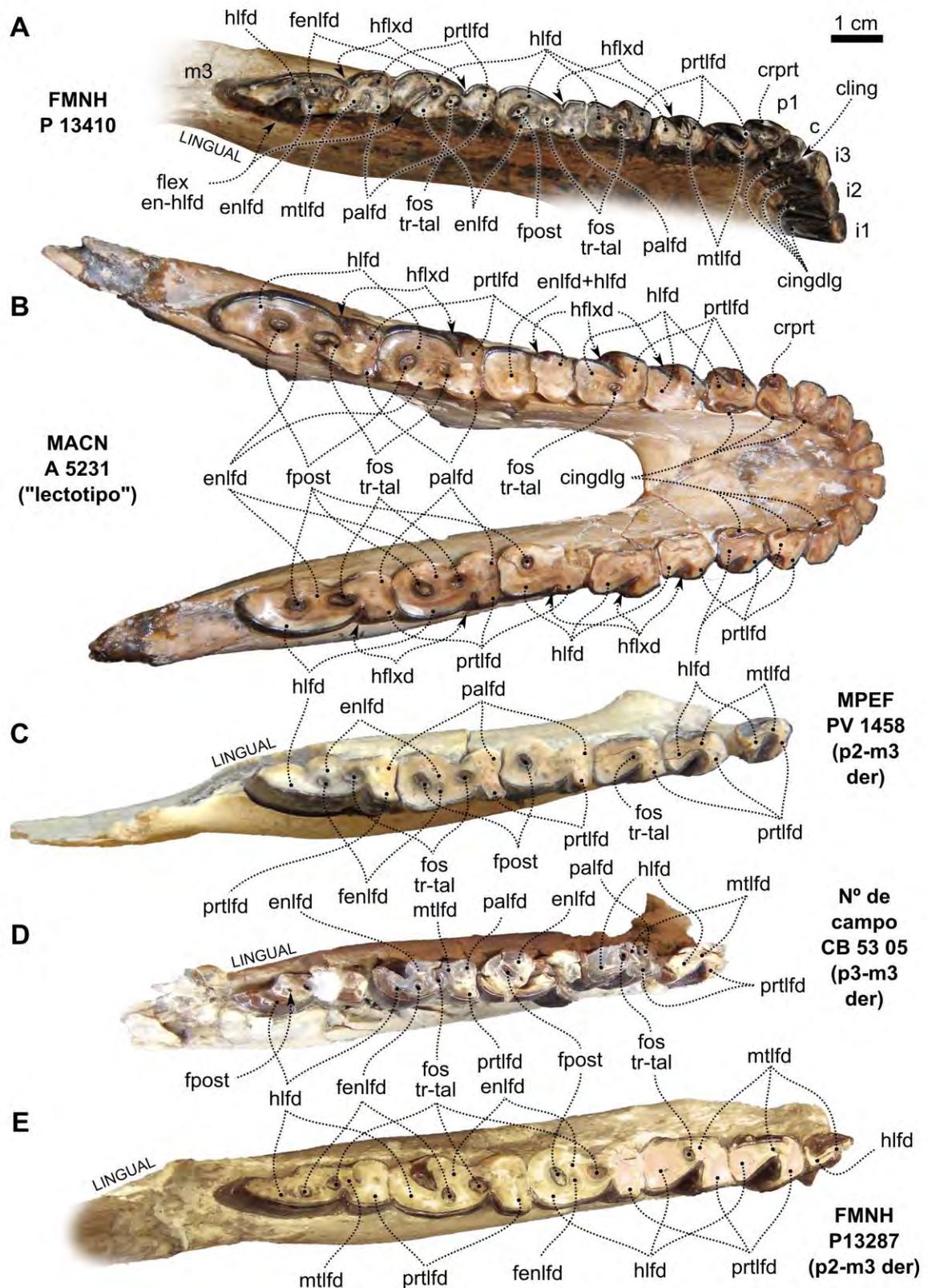


Fig. 37: dentición inferior de *Rhynchippus equinus* en base a especímenes con diferentes grados de desgaste. Fotografía (A) B.J. Shockey.

La morfología oclusal del p2 también varía mucho en función de su desgaste. El p2 del espécimen MPEF PV 1458 (Fig. 37 C) permite apreciar con más claridad un protolofido que se proyecta distalmente en forma de un delgado lófido (casi una cresta), y un metalofido más evidente. El p3 en cambio muestra un trigónido y un talónido claramente identificables separados por un hipofléxido. Por su parte, el p4 exhibe una morfología claramente molariforme. El hipofléxido es más marcado que en el p3, y se distingue una fosétida entre el trigónido y el talónido originada a partir de la fusión del extremo lingual del metalofido y el entolofido.

Los molares presentan un talónido mucho más largo que el trigónido (dos o tres veces mayor) separados por un conspicuo hipofléxido. Su tamaño es creciente desde el m1 al m3, principalmente por el mayor desarrollo del talónido, en gran medida por la proyección del hipolofido. En especímenes con moderado a poco desgaste (Fig. 37 A y E) se observa un pliegue del esmalte sobre la cara lingual del trigónido entre el paralofido y el metalofido, más persistente en el M3, aunque también se observa en el M2 del espécimen AMNH FM 14152 (no figurado). El talónido se caracteriza por la presencia de la fosétida trigónido-talónido y de la fosétida posterior (o un profundo pliegue ento-hipolofido si aún no se ha cerrado esta última) (Fig. 37). En especímenes con desgaste moderado se aprecia también la fosétida del entolofido (Fig. 37 A, C-E).

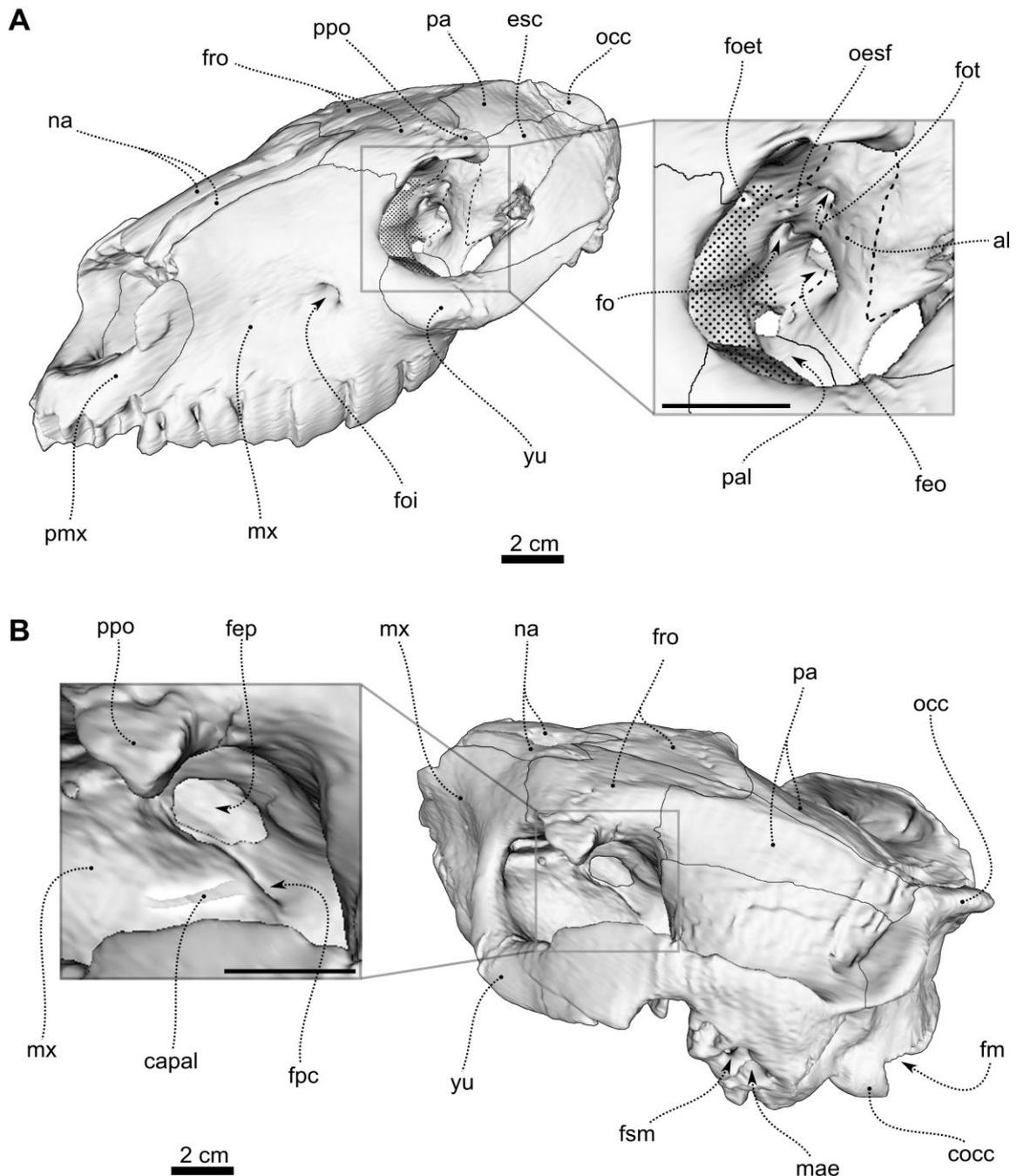
### Región orbitotemporal

La descripción de esta región está basada exclusivamente en el excepcional espécimen MPEF PV 695, aún cuando la porción anterior de la pared de la órbita está algo reconstruida y las suturas poco claras. Desafortunadamente, las suturas a nivel de esta región tampoco pudieron observarse en el espécimen FMNH P 13410, el único cráneo comparable a MPEF PV 695 en cuanto a integridad y preservación. Las órbitas están abiertas posteriormente y presentan un margen anterior casi circular. El lacrimal parece estar confinado exclusivamente a la cavidad de la órbita ya que no se observa evidencia de exposición facial de este elemento. Aunque sus límites no son claros, parece contribuir al borde dorsal de la apertura orbital del canal infraorbital y está perforado por el foramen lacrimal. La imposibilidad de distinguir las suturas tampoco permite determinar si el lacrimal alcanza a contactar al palatino (impidiendo

el contacto entre el maxilar y el frontal a nivel de la pared de la órbita). Dorsalmente, en la porción de la pared orbital constituida por el frontal, se observa la apertura ventral del canal supraorbital (señalado como “fso” en la figura 32 A).

Posteroventralmente, el frontal contacta con el margen dorsal del orbitoesfenoides, el cual presenta una forma irregular más o menos triangular (Fig. 38 A). Si bien el margen anterior del orbitoesfenoides resulta difícil de trazar, parece alcanzar el margen posterior del foramen esfenopalatino. Este foramen, que por su tamaño y forma responde más a la definición de fenestra, se ubica anteroventralmente en la cavidad de la órbita, aunque su forma no puede apreciarse con exactitud ya que su margen posteroventral está roto (Fig. 38 B). A través de este foramen pasan el nervio esfenopalatino y la arteria y vena esfenopalatinas. Hacia el margen posterior del orbitoesfenoides se distingue el foramen óptico (pasaje del nervio óptico y vasos asociados). Anterodorsalmente respecto de este foramen, se distingue un pequeño foramen que probablemente corresponde al foramen etmoidal (Fig. 38 A).

En la parte posterior y más profunda de la órbita se observa la conspicua fisura esfenorbital, en posición posteroventral respecto del foramen óptico. Esta apertura de sección bastante circular es atravesada por un importante paquete vasculonervioso que incluye el nervio craneal oculomotor (III), troclear (IV), y abductor (VI), así como la rama oftálmica y maxilar del nervio trigémino (V1 y V2). Los elementos vasculares asociados a este foramen resultan difíciles de inferir debido a su variabilidad entre los euterios, pero podría transmitir una anastomosis que conecte el sistema carotideo externo y la rama infraorbital derivada del sistema carotideo interno (Wible, 1987). Dorsal a la fisura esfenorbital se ubica el foramen orbitotemporal, la apertura en la pared posterior de la órbita del canal orbitotemporal, pasaje de la arteria y vena orbitotemporales (Fig. 38 A). Los márgenes anteriores tanto de la fisura esfenorbital como del foramen orbitotemporal están constituidos por el orbitoesfenoides, mientras que los márgenes posteriores de estos están constituidos por el proceso ascendente del aliesfenoides (Fig. 38 A).



**Fig. 38:** reconstrucción 3D del cráneo *Rhynchippus equinus* (MPEF PV 695) y detalle de la región orbitotemporal en vista anterodorsal (A) y posterodorsal (B). Parte del maxilar en B se muestra en semitransparencia para apreciar el foramen palatino caudal (fpc) correspondiente a la apertura (a nivel del piso de la órbita) del canal palatino posterior.

### Basicráneo y región auditiva

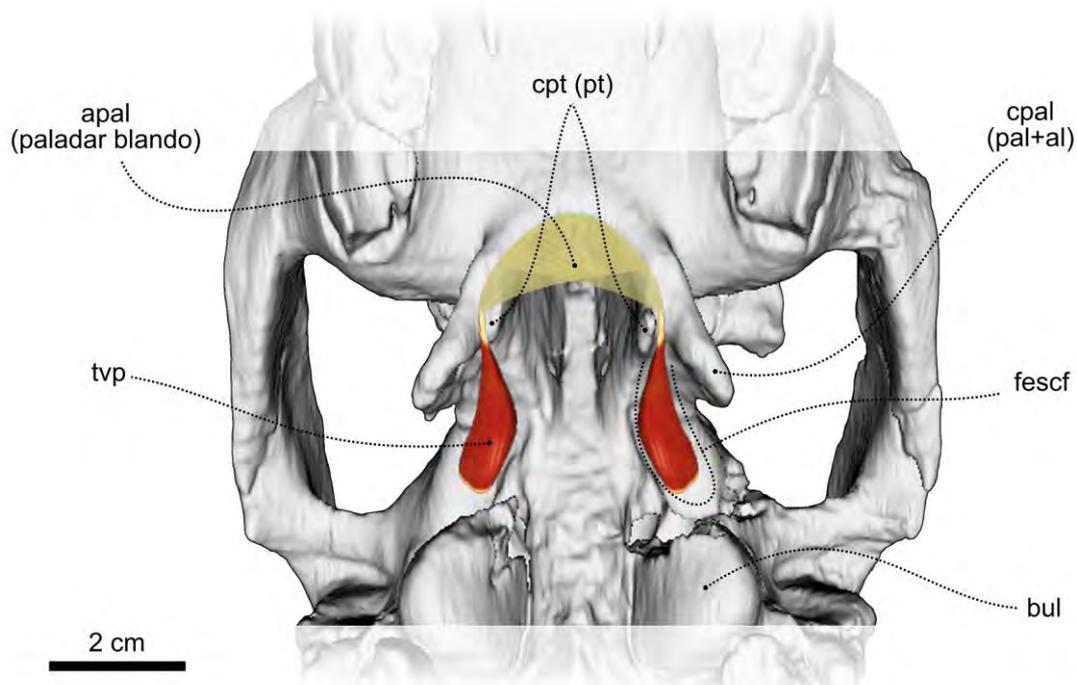
Al igual que la región de la órbita, el basicráneo y la región auditiva serán descriptos en base al espécimen MPEF PV 695 ya que varios de los aspectos que se

mencionarán se apoyan en datos obtenidos a partir del estudio mediante tomografía de dicho ejemplar.

La región basicraneana comprende el piso de la bóveda craneana, entre las coanas y el occipucio (Figs. 32 C, 39 y 40 A). Desde un punto de vista osteológico, está conformada por la porción posterior del palatino, parte del pterigoides y el esfenoides. Este último constituye un complejo óseo de forma irregular formado por una serie de elementos total o parcialmente fusionados. A excepción del orbitoesfenoides (el cual está confinado exclusivamente a la cavidad de la órbita) el resto de los elementos (preesfenoides, aliesfenoides y basiesfenoides) constituyen gran parte del basicráneo.

Proyectándose posteroventralmente a partir de las paredes de las coanas, se distinguen las crestas pterigoideas (más próximas al plano sagital) y palatinas (más desarrolladas y en posición lateral respecto de las anteriores). Estas crestas también han sido referidas como crestas entopterigoideas y ectopterigoideas respectivamente, entre otros por Wible *et al.*, (2004), Billet (2011) y García-López (2011). Entre ellas queda delimitada la fosa escafoides, sitio de origen del músculo tensor del velo del paladar (Figs. 32 y C, 39). Al igual que en *Puelia*, otros “Notohippidae” (ver más adelante) y otros Notoungulata (Billet *et al.*, 2008; García-López, 2011; García-López y Powell, 2011) la cresta pterigoidea parece estar constituida por el pterigoides, mientras que la cresta palatina estaría constituida mayormente por el palatino y en menor medida por el aliesfenoides en su porción posterior. La interpretación morfofuncional de esta región es la misma que para el caso de *Puelia* (Fig. 39).

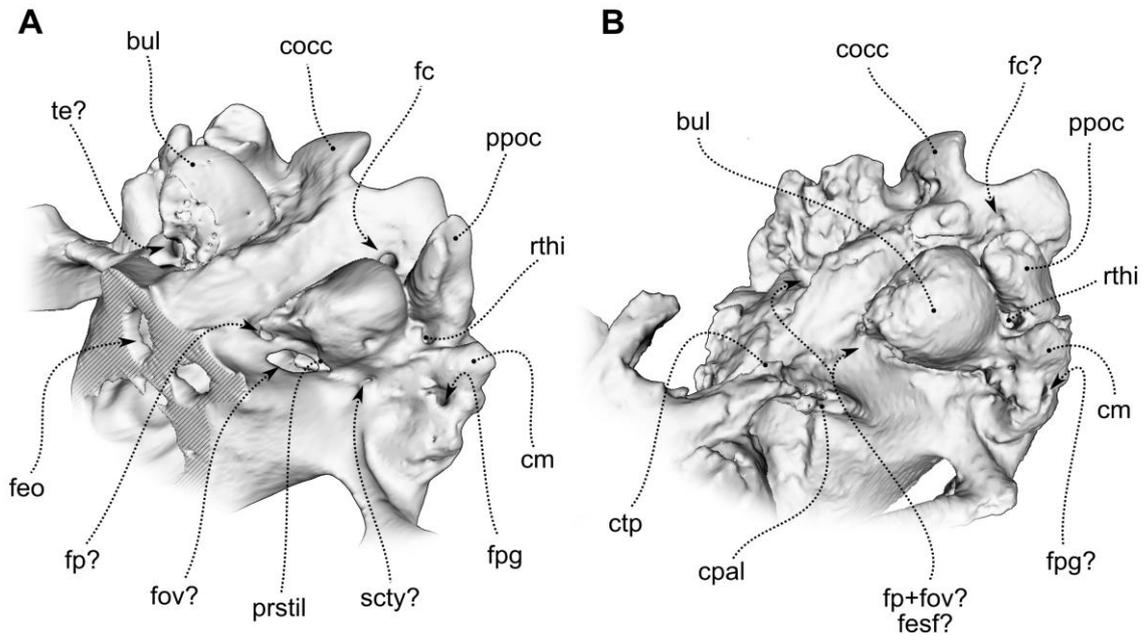
A nivel del techo de las coanas, flanqueado lateralmente por el palatino y el pterigoides, se identifica tentativamente el rostro esfenoidal. Posteriormente, se extiende hasta contactar con el basiesfenoides, el cual presenta una forma trapezoidal y está limitado lateralmente por el aliesfenoides (Fig. 32 C). En vista endocraneana, el basiesfenoides presenta una marcada concavidad correspondiente a la fosa hipofisaria de la *sella turcica* (Dozo y Martínez, 2015). El margen posterior del basiesfenoides está dado por su contacto, a nivel del extremo anterior de las bulas auditivas, con el basioccipital.



**Fig. 39:** reconstrucción 3D de la porción anterior del basicráneo de *Rhynchippus equinus* (MPEF PV 695) y reconstrucción hipotética del músculo tensor del velo del paladar (tvp) y de la aponeurosis palatina (apal).

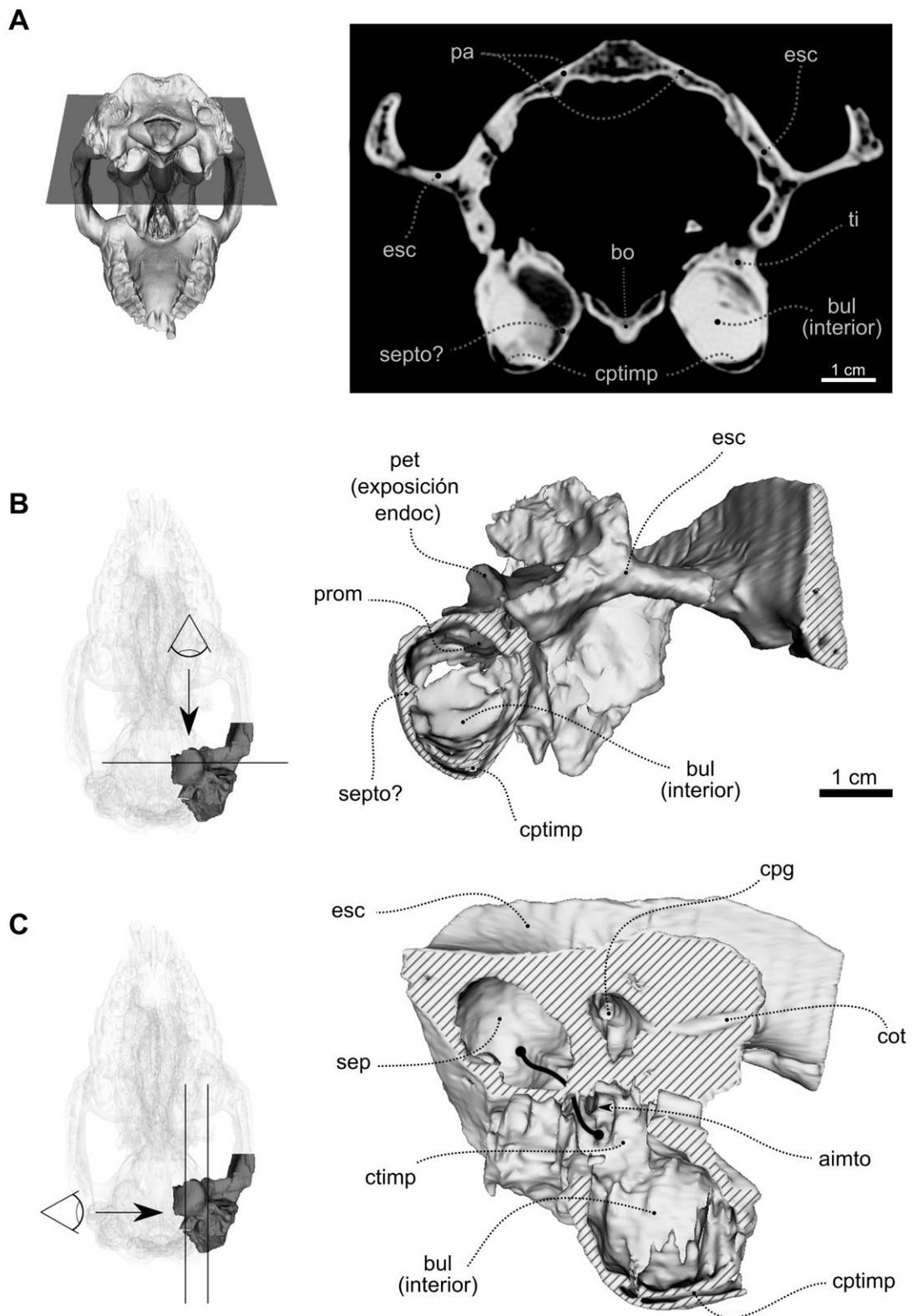
Al igual que en otros notohípidos, las bulas auditivas de *R. equinus* son globosas y de gran tamaño, de manera tal que se destacan tanto en vista ventral como en vista lateral (Figs. 32, 40 A y 41). En términos generales responden a una morfología ovoide, aunque su margen anterior levemente aguzado les otorga cierta forma de “gota” si se las observa con detenimiento. La bula izquierda del espécimen MPEF PV 695 está parcialmente deteriorada en el extremo anterior, lo cual permite apreciar la presencia de tejido óseo esponjoso similar a lo mencionado por Patterson (1936) para algunos otros notoungulados, y figurado para *Pseudotypotherium pseudopachygnathum* y *Protypotherium australe*. Un deterioro similar muestra el espécimen FMNH P13410, en el cual se observa el mismo tipo de tejido óseo. Por el contrario, la bula derecha del espécimen MPEF PV 695 está mejor preservada y permite apreciar su extremo anterior. Lateralmente se observa lo que podrían ser restos del proceso estiliforme, mencionado por Patterson (1932) como una característica frecuente entre los Toxodontia (Fig. 40 A). Entre éste y el borde lateral del basiesfenoides, se observa un surco muy notorio que parece desembocar

dorsalmente en la cavidad timpánica y que, de ser así, podría indicar el trayecto del tubo de Eustaquio.



**Fig. 40:** reconstrucción 3D de la región basicraneana de *Rhynchippus equinus* (A) (MPEF PV 695) y *Rhynchippus pumilus* (B) (MACN A 52-61). No escalados.

Los *ct-slices* a nivel de esta región permiten observar que ambas bulas están llenas de sedimento (Fig. 41 A). Sin embargo, su remoción digital ha permitido reconocer, aunque con cierta dificultad, algunas estructuras internas. A lo largo de la pared medial de la bula izquierda (Fig. 41 A y B) se observa una cresta apenas insinuada que podría representar restos de un septo. Lamentablemente no se puede corroborar su presencia en la bula derecha ya que ésta está aún más llena de sedimento. Si bien Patterson (1936) describió la presencia de un septo horizontal en *Nesodon*, *Adinotherium*, *Rhynchippus* y *Ancylocoelus*, (y en cierta forma lo sugirió como evidencia de una bula compuesta por ecto y entotimpánico), no es posible corroborar la presencia de este septo (u otra evidencia de una bula compuesta) en *R. equinus*.



**Fig. 41:** *ct-slice* y reconstrucción 3D de parte del timpánico y del escamoso de *Rhynchippus equinus* (MPEF PV 695). Los esquemas a la izquierda señalan la posición precisa del *slice* (A) y las vistas y cortes del modelo (B y C) para poder observar las estructuras internas. La línea sólida en C señala la conexión entre la cavidad

Por el contrario, sí se distingue con claridad en la parte ventral de la pared de la bula una cavidad aplanada cuya conexión con la cavidad timpánica no puede apreciarse (Fig. 41 A.). Como se detallará más adelante, este espacio paratimpánico también se observa en *R. pumilus*. El único antecedente de un espacio comparable en el contexto de los Notoungulata, es la cavidad paratimpánica descrita por MacPhee (2014) para el espécimen MLP 12-2780 (*Protypotherium* sp.) (figura 17 A y B en MacPhee [2014]). Como se aprecia en aquella figura, la cavidad en *Protypotherium* está restringida al margen medial (próxima al basioccipital), por lo que se refiere a ella como cavidad paratimpánica medial (*medial paratympanic cavity*). Esta es una notoria diferencia respecto de lo que se observa en *R. equinus*, cuya posición es claramente ventral e incluso levemente lateral. Sin embargo, sería necesario un estudio más exhaustivo para determinar si se trata de estructuras homólogas y evaluar su presencia en el resto de los Notoungulata.

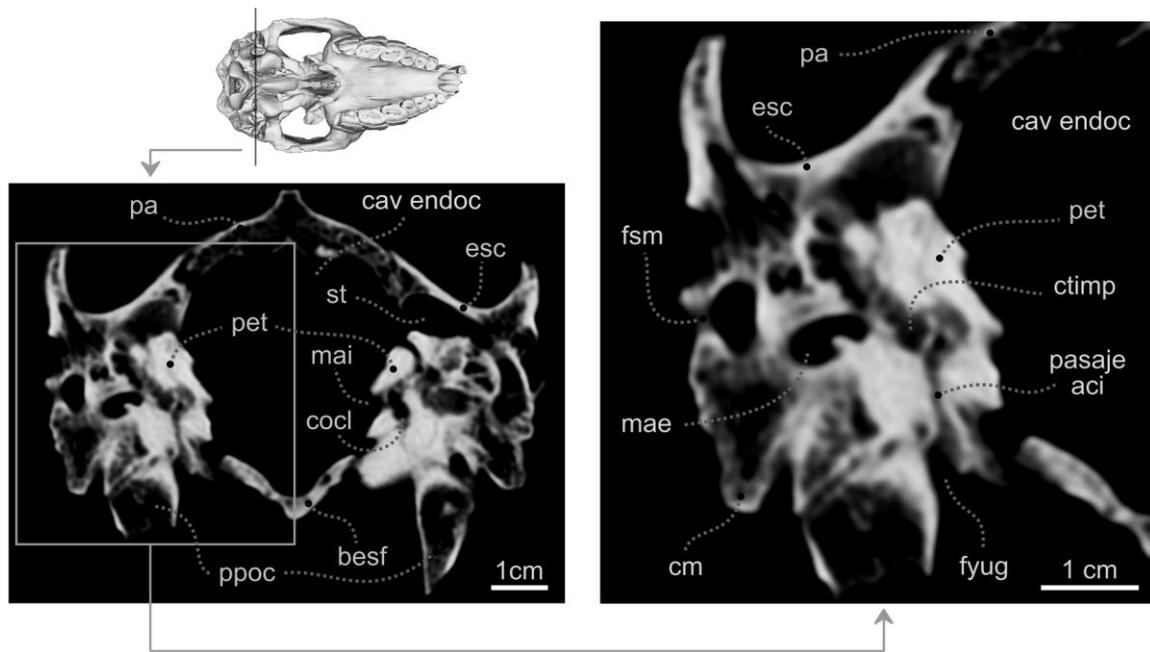
En relación a la cavidad timpánica propiamente dicha, el meato tubular osificado parece no protruir internamente (Fig. 41 C). Posterodorsalmente se ubican los senos epitimpánicos, subesféricos y bien desarrollados, de manera tal que resultan evidentes no solo a partir de la observación de los *slices* sino a partir de la morfología externa del escamoso, principalmente en vista occipital. Se conectan con la cavidad timpánica a través del *aditus* (Fig. 41 C), dando como resultado un oído medio muy pneumatizado, un rasgo característico de los Notoungulata.

En cuanto a los forámenes asociados a la región auditiva, algunos de ellos (muy relevantes por representar el correlato óseo de importantes elementos vasculares y del sistema nervioso) se localizan en la periferia de la bula. En el extremo anterior, entre ésta y la fosa escafoides (aliesfenoides) se observa la salida de la rama mandibular del nervio trigémino (V3), nervios del canal pterigoideo, e incluso podría transmitir alguna derivación de la arteria carótida interna. A diferencia de *Puelia*, en el espécimen MPEF PV 695 de *R. equinus*, la fisura esfenotimpánica parece estar dividida en una apertura anterior y una fisura posterolateral de forma más alargada. Siguiendo un criterio posicional tentativo, estos forámenes podrían constituir la fenestra piriforme y el foramen oval respectivamente (Fig. 40 A). De ser así, el término “fisura esfenotimpánica” propuesto por Gabbert (2004) podría hacer

referencia a una condición frecuente pero no invariable dentro de los Toxodontia en particular y Notoungulata en general. Una morfología similar ha sido descripta recientemente para el Leontiniidae *Gualta cuyana* (Cerdeño y Vera, 2014b). Posterodorsalmente respecto del probable foramen oval, se aprecia un pequeño foramen (casi imperceptible a ojo desnudo) probablemente asociado a la salida de la *chorda tympani*.

Por detrás de la bula, situado anteromedialmente respecto del proceso paraoccipital y anterolateralmente respecto del foramen condilar (Fig. 32 C), se encuentra el foramen yugular (pasaje de los nervios craneales IX, X y XI, y de la vena yugular interna). El examen minucioso de los *slices* a nivel del foramen yugular (Fig. 42) permiten distinguir una comunicación entre éste y la cavidad timpánica (algo que como se mencionará más adelante también se observa en *R. pumilus* y *M. fierensis*) y que aquí se interpreta como el pasaje de la arteria carótida interna (aci). Esto es muy relevante ya que constituye evidencia fuerte del recorrido intratimpánico de esta arteria, como fuera sugerido por Patterson (1936) para los Toxodontia. Por su parte, el receso timpanohioideo (pequeño y de sección circular) se ubica en posición posterolateral respecto de la bula y anterolateral respecto del proceso paraoccipital (Fig. 40 A).

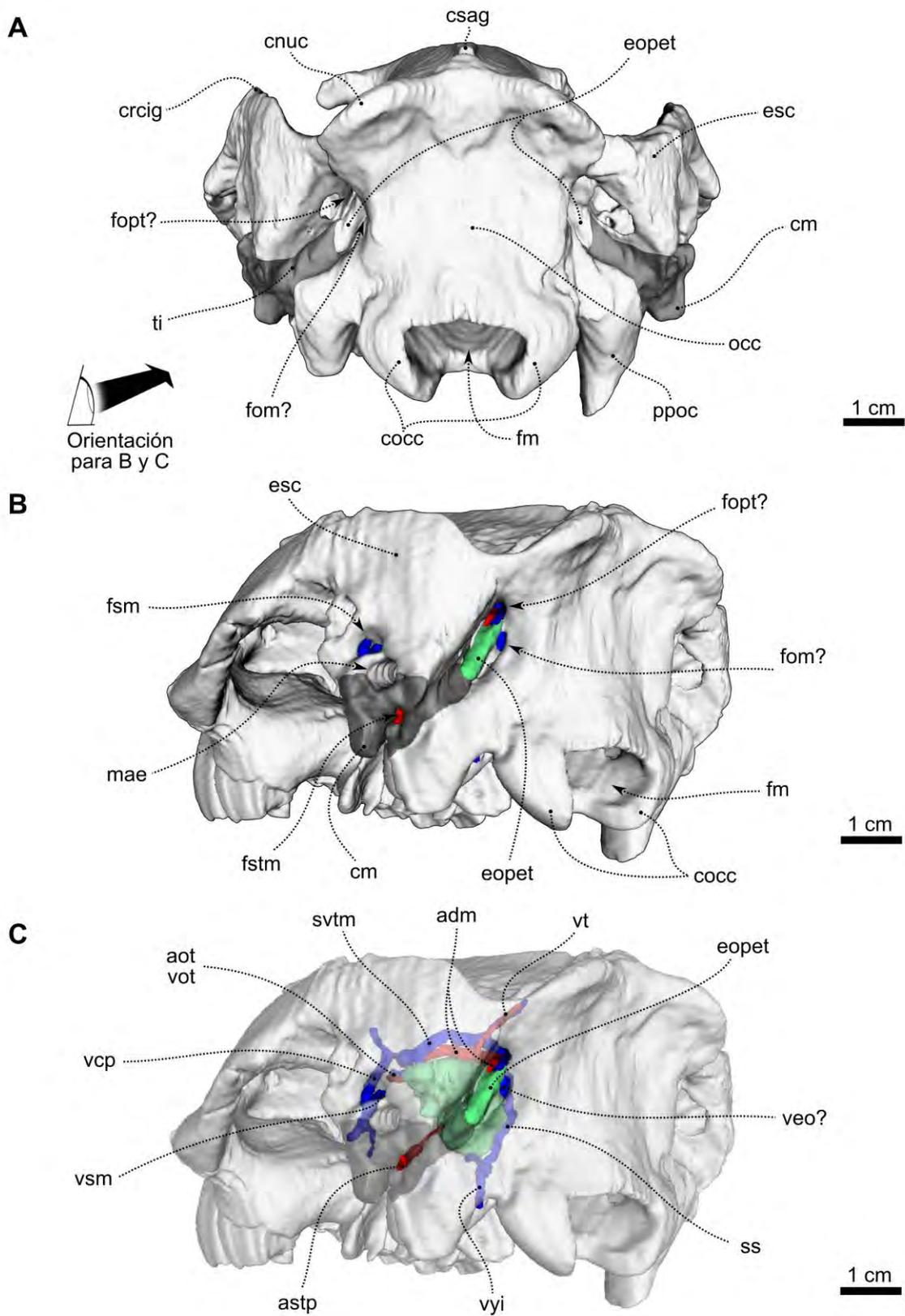
Por detrás del proceso postglenoideo (o retroarticular) y caracterizado por su posición dorsal respecto del meato auditivo externo (Figs. 32 A y 43 B y C), se ubica el foramen suprameatal. Este foramen transmite la vena suprameatal, la cual se comunica a través del canal suprameatal con el canal postglenoideo (Figs. 41 C y 43 C). El canal se comunica dorsalmente con el seno temporal (o seno petroso superior) y transmite la vena emisaria capsuloparietal (o postglenoidea), la cual abandona el cráneo ventralmente por detrás de la fosa glenoidea a través del foramen postglenoideo, bien visible en vista ventral (Figs. 40 A y 43 C).



**Fig. 42:** *ct-slice* de MPEF PV 695 (*Rhynchippus equinus*) a la altura del extremo posterior de las bulas auditivas (izquierda) y detalle de la región auditiva (derecha).

El meato auditivo externo (mae) se ubica ventralmente respecto del foramen suprameatal (Fig. 43 B). Es de sección circular y se abre en dirección levemente posteroventral. La cresta meatal se origina a partir del margen anteroventral del mae y se dirige ventralmente siendo una característica típica de los Notoungulata (Patterson, 1932). En el caso de *R. equinus* la cresta responde más a la morfología de una protuberancia o abultamiento, en comparación con otros Notoungulata en los cuales su forma es la de una cresta propiamente dicha. Posteroventralmente al mae se distingue el foramen estilomastoideo, limitado anteriormente por el margen posterior de la cresta meatal. Como se mencionó, este foramen representa el pasaje (salida externa) del nervio facial (VII) y probablemente de la arteria estilomastoidea.

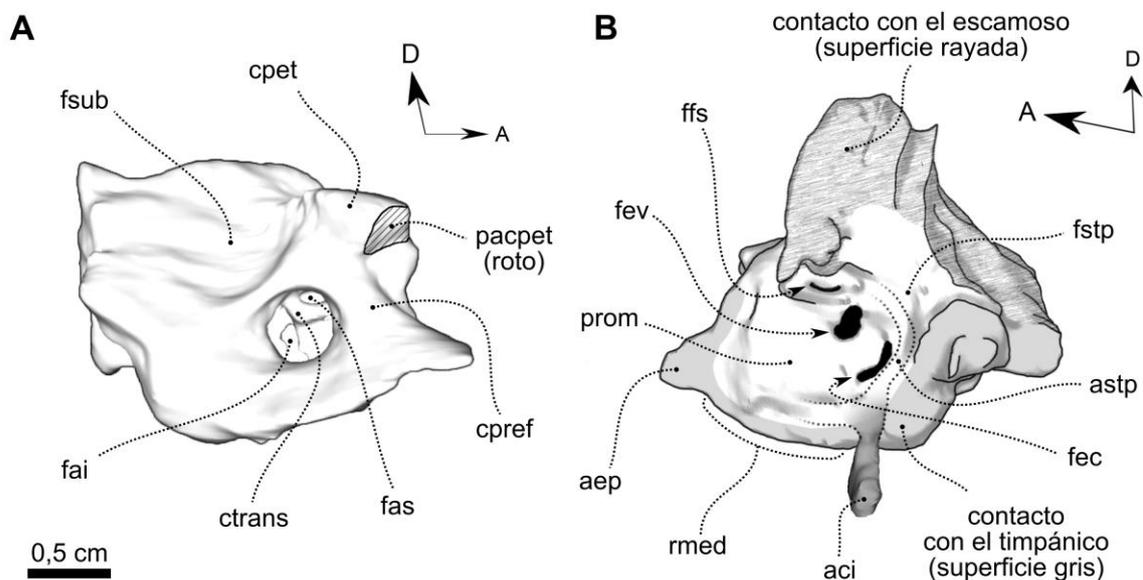
Petroso- El petroso constituye el techo de la cavidad timpánica, contiene la cóclea y los canales semicirculares (oído interno) y está perforado y surcado por varios elementos vasculares y nerviosos que lo hacen un elemento muy informativo no solo desde un punto de vista anatómico, sino también desde un punto de vista sistemático.



**Fig. 43:** reconstrucción 3D de *Rhynchippus equinus* en vista occipital (A) y posterolateral (B y C) incluyendo la reconstrucción hipotética del sistema circulatorio (venoso en azul, arterial en rojo) asociado al petroso (verde). En C, el cráneo se ha reconstruido en semitransparencia para apreciar el recorrido interno de los

elementos circulatorios señalados.

En vista endocraneana (Fig. 44 A) se distingue una notoria cresta petrosa, ubicada anterodorsalmente respecto del meato auditivo interno (mai), la cual se acentúa notoriamente formando un proceso que se extiende ventromedialmente (probablemente asociado a una osificación tentorial) similar a lo descrito por Gabbert (2004) para el Toxodontidae *Adinotherium ovinum*. La base de este “proceso anteromedial” se continúa ventralmente constituyendo la comisura prefacial (por delante del mai) y posteriormente a través una cresta más aguda que constituye el margen dorsal del mai y el borde anteroventral de la fosa subarcuata, la cual aloja al paraflóculo del cerebelo. Se trata de una fosa poco profunda aunque bien demarcada, sobre todo anteroventralmente. No se distingue la presencia de un canal petromastoideo. El mai es amplio y bien circular. Está dividido por la cresta transversa (la cual se ubica profundamente dentro del meato) en un foramen acústico superior (pasaje del nervio facial) y un foramen acústico inferior (pasaje del nervio vestibulococlear).



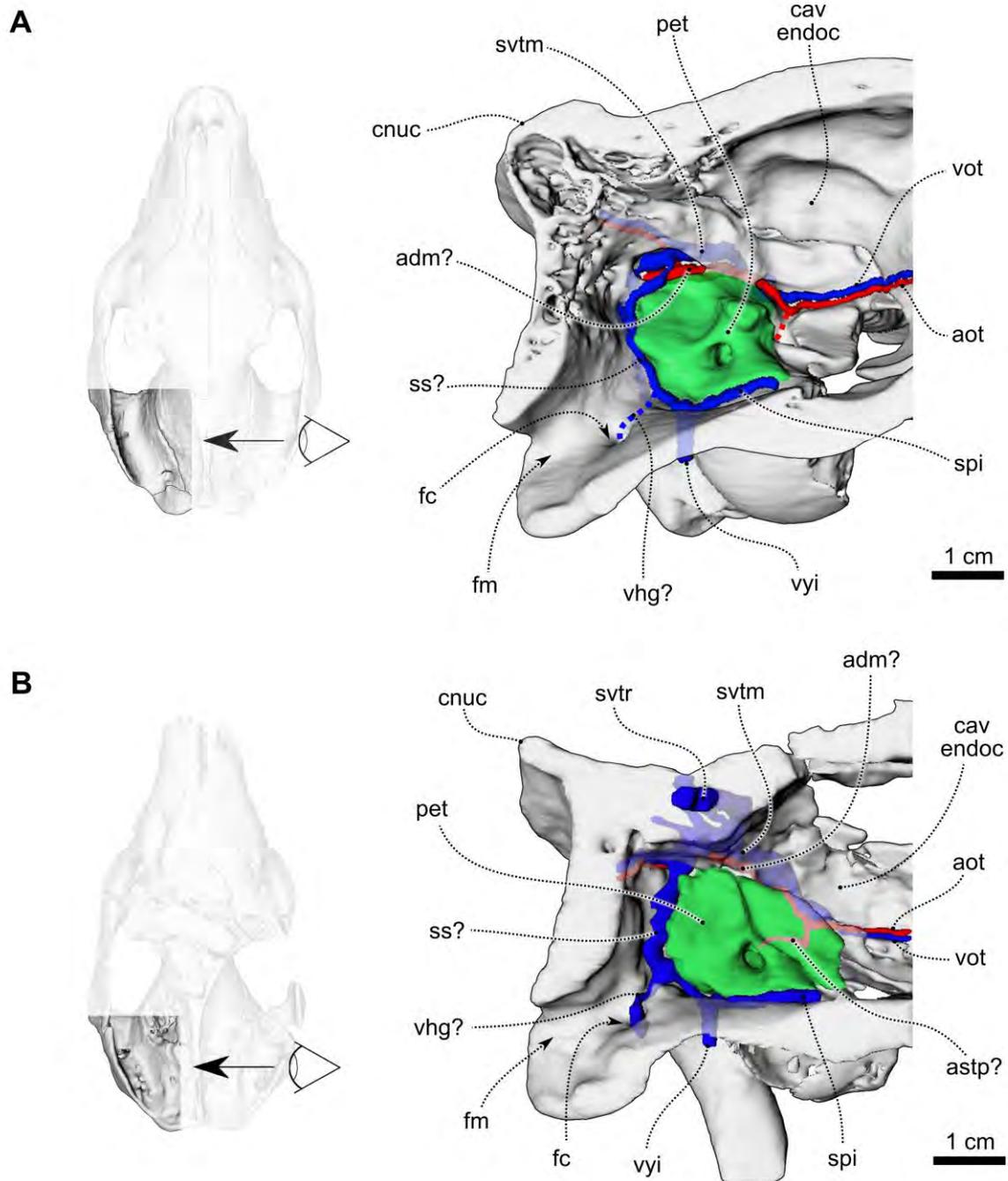
**Fig. 44:** reconstrucción 3D del petroso izquierdo de *Rhynchippus equinus* (MPEF PV 695) en vista endocraneana (A) y timpánica (B). Se indican en B las superficies de contacto con los elementos circundantes y se muestra la reconstrucción hipotética de la arteria carótida interna (aci).

Si se observa el petroso *in situ* (Fig. 45 A), se identifican con claridad una serie de surcos probablemente asociados a algunos de los principales elementos vasculares

craneales. Dorsalmente, entre el petroso y el escamoso, se observa un amplio surco que por momentos se torna un canal cerrado. Es probable que este surco haya alojado al seno venoso temporal, el cual drena a través de la vena emisaria capsuloparietal, que luego abandona el cráneo mediante el canal (y foramen) postglenoideo. El seno venoso temporal recibe el flujo proveniente del seno transversal (no reconstruido en MPEF PV 695) y de ramas menores provenientes de la región temporal (Figs. 43 C y 45 A). Posteriormente, el seno temporal se comunica con el seno sigmoideo, el cual se ubica por detrás del petroso (entre éste y el occipital) en un surco no tan evidente.

El seno sigmoideo confluye con el seno petroso inferior en la vena yugular interna, la cual abandona la cavidad craneana a través del foramen yugular. Si bien no se identifica un surco que indudablemente pueda asociarse con el seno petroso inferior (canal petrobasiar), es posible que se haya alojado entre el margen ventromedial del petroso y el margen lateral del basioccipital, cuyos bordes no llegan a contactarse y dejan ver el timpánico subyacente. De acuerdo a lo mencionado por Billet y Muizon (2013), la localización intracraneana del seno petroso inferior se infiere en base a que es considerada una sinapomorfía de los Placentalia (Wible 2009). Por su parte, la conexión anterior con el seno cavernoso, una característica generalizada para los mamíferos (Wible y Rougier, 2000), no puede corroborarse en MPEF PV 695 por estar algo deteriorado en esa región.

La superficie ventrolateral (o timpánica) constituye el techo de la cavidad timpánica, de manera tal que no puede ser observada *in situ* sin remover (en este caso virtualmente) parte del timpánico y del escamoso (Fig. 44 B). El promontorio (parte del petroso que contiene la cavidad coclear) es bien globoso y de contorno ovoide. Este se destaca claramente del reborde medial (*medial flange* [Wible *et al.*, 2009; O'Leary, 2010; Billet y Muizon, 2013] o *medial petrosal border* [Gabbert, 2004]) y del ala epitimpánica, las cuales lo flanquean anteromedialmente y constituyen la superficie de contacto del petroso con el timpánico subyacente. Lamentablemente no se identifican con claridad los límites del reborde medial, por lo cual no es posible dar precisiones respecto de su forma. La superficie lisa y redondeada del promontorio se interrumpe en su porción posterior por dos fenestras. Sobre el margen posterior se observa la fenestra coclear, asociada a la membrana timpánica secundaria, mientras que posterodorsalmente se distingue la fenestra vestibular, asociada al estribo.



**Fig. 45:** reconstrucción 3D de la región posterior del cráneo (en corte sagital) de *Rhynchippus equinus* (A) y *Mendozahippus fierensis* (B). En ambos casos se muestran los senos venosos (azul) y arterias (rojo) asociados al petroso (verde), reconstruidos a partir de los correlatos óseos identificados.

El promontorio está flanqueado posterodorsalmente por el surco facial (asociado al nervio homónimo) que confluye con la fosa estapedial y la fosa postpromontorial. Hacia el extremo anterior del surco se observa un pequeño foramen que posicionalmente podría corresponder al foramen facial secundario

(salida del nervio facial) (Fig. 44 B). El carácter tentativo al momento de la identificación de estas estructuras se debe a que si bien la resolución de la serie tomográfica permite apreciar sus principales rasgos morfológicos, una mejor resolución habría permitido mayor detalle a nivel de las superficies. En el interior de la cavidad timpánica, el nervio facial da origen a la *chorda tympani*, el nervio estapedial y el nervio petroso mayor (O`Leary, 2010). Este último abandona la cavidad timpánica a través del *hiatus Fallopii*, generalmente localizado en la porción anterior del petroso. Lamentablemente no se aprecia en el espécimen tomografiado, probablemente por problemas de preservación (sedimento y falta de contraste) y de resolución de la serie tomográfica.

### Región occipital (occipucio)

Como se mencionó, la región occipital está conformada por los elementos óseos fusionados del complejo occipital, la porción posterior del escamoso, la exposición occipital de la porción mastoidea del petroso y el extremo posterior del timpánico. Constituye el conjunto de elementos óseos que rodean al foramen magnum, los procesos paraoccipitales, cóndilos occipitales, la pared posterior de la bóveda craneana y la cresta nugal (Fig. 43).

El foramen magnum es aproximadamente cuadrangular en vista posterior. Sin embargo, su margen ventral se proyecta anteriormente producto de una amplia escotadura intercondilar (Figs. 32 C y 40 A). El basioccipital constituye el margen anterior del foramen magnum y presenta una notoria quilla o cresta media que se atenúa anteriormente hasta desaparecer a nivel del contacto con el basiesfenoides. Los cóndilos occipitales son aproximadamente elípticos en vista posterior, con el eje mayor orientado dorsolateralmente. Sobre la base de los cóndilos occipitales se observan los forámenes hipoglosales (o condilares), de sección circular, pasaje del nervio craneal hipoglosal (XII) y probablemente de la vena hipoglosal. Los procesos paraoccipitales se ubican posterodorsalmente respecto de la bula y anterodorsalmente respecto de los cóndilos occipitales. Si bien están rotos en el espécimen MPEF PV 695, están preservados en el espécimen FMNH P13410.

En vista posterior, el complejo occipital está limitado lateralmente por el extremo posterior del timpánico (la porción que no constituye la bula) y la porción

posterior del petroso, que como se mencionó, se expone occipitalmente (Fig. 43). Dorsalmente, el supraoccipital contacta con el margen posterior de los parietales (o interparietales) justo por delante de la cresta nugal, la cual se proyecta posteriormente mediante dos lóbulos que se extienden más allá del inion. La cresta nugal se atenúa lateralmente y se continúa anterodorsalmente a través de las crestas dorsales de los arcos cigomáticos (Fig. 43). Este “mosaico” de elementos delimita (a nivel de la constricción occipital) dos forámenes pares alargados dorsoventralmente, condición que resulta llamativa puesto que no ha sido mencionada previamente para otros Notoungulata. La identificación de estos forámenes sigue un criterio posicional y asociado a los elementos vasculares que podrían haber transmitido. El foramen de posición lateral (ubicado entre la porción occipital del petroso y el escamoso) se identifica aquí (tentativamente) como el foramen posttemporal, ya que se comunica intracranealmente con el seno venoso temporal. El otro, ubicado medialmente respecto del primero (entre el petroso y el occipital) podría corresponder al verdadero foramen mastoideo, ya que desemboca intracranealmente próximo al probable recorrido del seno sigmoideo (Fig. 45 A). En general, esta característica es difícil de apreciar a ojo desnudo ya que la concavidad que caracteriza (en vista occipital) al encuentro del exoccipital con el escamoso a la altura del foramen mastoideo, promueve la acumulación de sedimento. En el caso particular del espécimen MPEF PV 695, fue clave el hecho de contar con datos tomográficos y que la superficie endocraneana estuviera intacta. En los mamíferos, el foramen posttemporal transmite la arteria diploética magna y una vena (¿vena diploética magna?) asociada a los senos venosos de las paredes laterales del cráneo. Por su parte, el foramen mastoideo representa el pasaje de una vena emisaria que se conecta con el seno venoso sigmoideo (Wible, 1987, 1990, 2008, 2009; Wible y Gaudin, 2004; Gaudin, 2011).

*RHYNCHIPPUS PUMILUS* Ameghino, 1897

**Lectotipo:** MACN A 52-61 (cráneo casi completo, dorsolateralmente comprimido, con I3-M3 izquierdos e I2-M3 derechos).

**Especímenes incluidos:** MACN A 52-62 (fragmento de hemimandíbula izquierda con m1-3), MACN A 52-65 (dos incisivos superiores), MACN A 52-67 (fragmento de

hemimandíbula izquierda con m1 roto-m3), MACN A 52-68 (M3 derecho), MACN A 52-69 (calcáneo izquierdo y fragmento de tarsales), MACN A 52-87B (fragmento mandibular), AMNH FM 29579 (varios elementos postcraneanos, muy fracturados y consolidados en la matriz [fragmentos de costillas, restos de escápula, húmero, cúbito y vértebras], mandíbula fuertemente comprimida cuya rama mandibular izquierda preserva la serie i3-m3 y la rama mandibular derecha está en oclusión con un fragmento del maxilar, de manera tal que la superficie oclusal no puede observarse, fragmento de maxilar izquierdo con C-M3, y algunos restos de cráneo que apenas pueden reconocerse), FMNH P 14673 (fragmento de hemimandíbula derecha con m1-3), FMNH P 14691 (fragmento de hemimandíbula izquierda con p2-m3) y UNPSJB PV 596 (paladar muy deteriorado con P2-M3 izquierdos, P2-M2 derechos y alvéolos del resto de las piezas). El espécimen AMNH FM 29555 está asignado a *R. pumilus*. Sin embargo, no todos los rasgos observados coinciden con la diagnosis del género y de la especie (ver más adelante), por lo que es considerado aquí como “Notohippidae” aff. *R. pumilus*.

**Procedencia geográfica:** Chubut (Cabeza Blanca, Scarritt Pocket) y Santa Cruz (La Flecha), Argentina.

**Procedencia estratigráfica:** niveles de EM Deseadense (Oligoceno superior) de la Formación Sarmiento.

**Diagnosis ampliada**– *R. pumilus* se distingue de las otras especies del género por la siguiente combinación de caracteres: (1) tamaño mucho menor que *R. equinus* (aproximadamente un 30% más pequeño), (2) bifurcación anterior de la fosa central apenas insinuada, a diferencia de *R. equinus* en el cual se distingue con mayor claridad, y (3) foseta posterolabial en el M2-3.

## Descripción

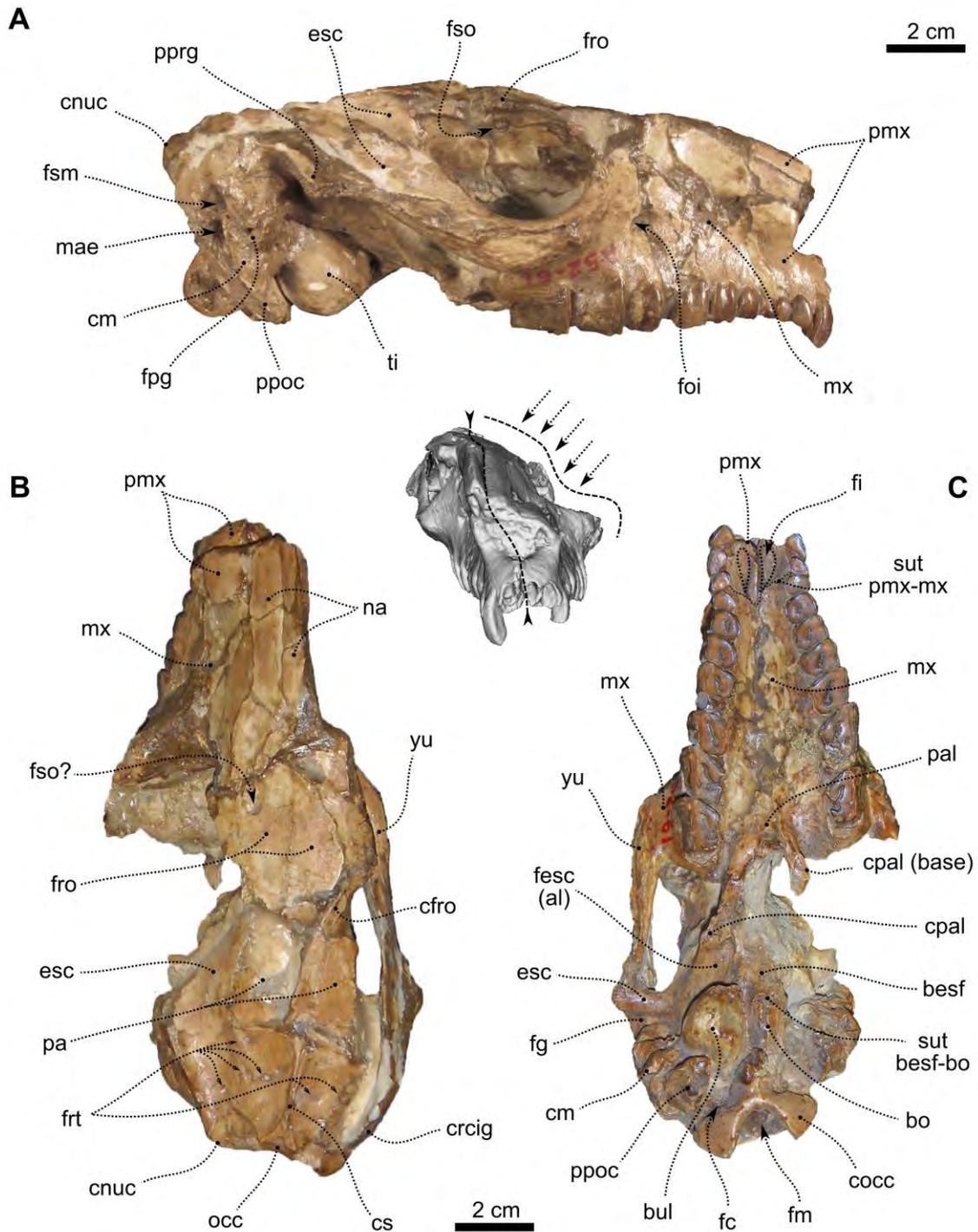
Como se mencionó en la diagnosis, la principal diferencia que presenta *R. pumilus* respecto de *R. equinus* es su tamaño. La posibilidad de que se trate de diferentes estadios de desarrollo de un mismo taxón es poco probable, puesto que en ambos casos existen especímenes con diferentes estadios de desgaste dental y con los M3 completamente emergidos. Si bien el registro fósil de *R. pumilus* es menos abundante que el de *R. equinus*, tanto el cráneo como la mandíbula están bien

representados, e incluso se conocen varios elementos postcraneanos. Respecto del cráneo, el espécimen tipo MACN A 52-61 es por lejos el más completo, y si bien está comprimido dorsolateralmente como se muestra en la figura 46 C, la deformación es relativamente uniforme y permite inferir su forma original. Al igual que *R. equinus*, su aspecto es esbelto producto de un morro angosto y un suave ensanchamiento a nivel de los arcos cigomáticos. Muchos de los aspectos descriptivos relacionados principalmente al basicráneo y a la región auditiva se harán en base al espécimen tipo MACN A 52-61, el cual fue sometido a análisis por tomografía.

### Región nasofacial y neurocraneana dorsal

A pesar de la mencionada deformación, es evidente que su morfología es muy similar a la de *R. equinus*. Los nasales son angostos y alargados. Si bien Ameghino (1897, figuras 52 y 53 de su publicación) lo muestra más esbelto y de morro más angosto que *R. equinus*, esta no deja de ser una apreciación subjetiva. Al igual que en *R. equinus*, los márgenes laterales de los nasales son levemente curvos, y su ancho máximo se registra justo por delante de su contacto con los frontales. Posteriormente se extienden por detrás del margen anterior de las órbitas. Sin embargo, el recorrido de la sutura naso-frontal no se puede seguir ya que el material está algo deteriorado en esa región (Fig. 46 B). En vista lateral (Fig. 46 A) se destacan los grandes y ovalados forámenes infraorbitales, situados por delante de la órbita a la altura del extremo distal del M1.

Los frontales cortos, planos y lateralmente proyectados mediante los procesos postorbitales (ambos rotos), así como la constricción postorbital y la forma de los parietales, le confieren un aspecto muy similar a *R. equinus* también a nivel de esta región. Los procesos postorbitales están perforados por los canales supraorbitales. La apertura ventral de este canal se distingue dorsalmente dentro de la cavidad de la órbita (Fig. 46 A). Tanto las crestas frontales como la cresta sagital parecen levemente más marcadas que en *R. equinus*, y a diferencia de éste, la bifurcación posterior de la cresta sagital (a partir de la cual se originan ambos lóbulos de la cresta nugal) es más evidente (Fig. 46 B).



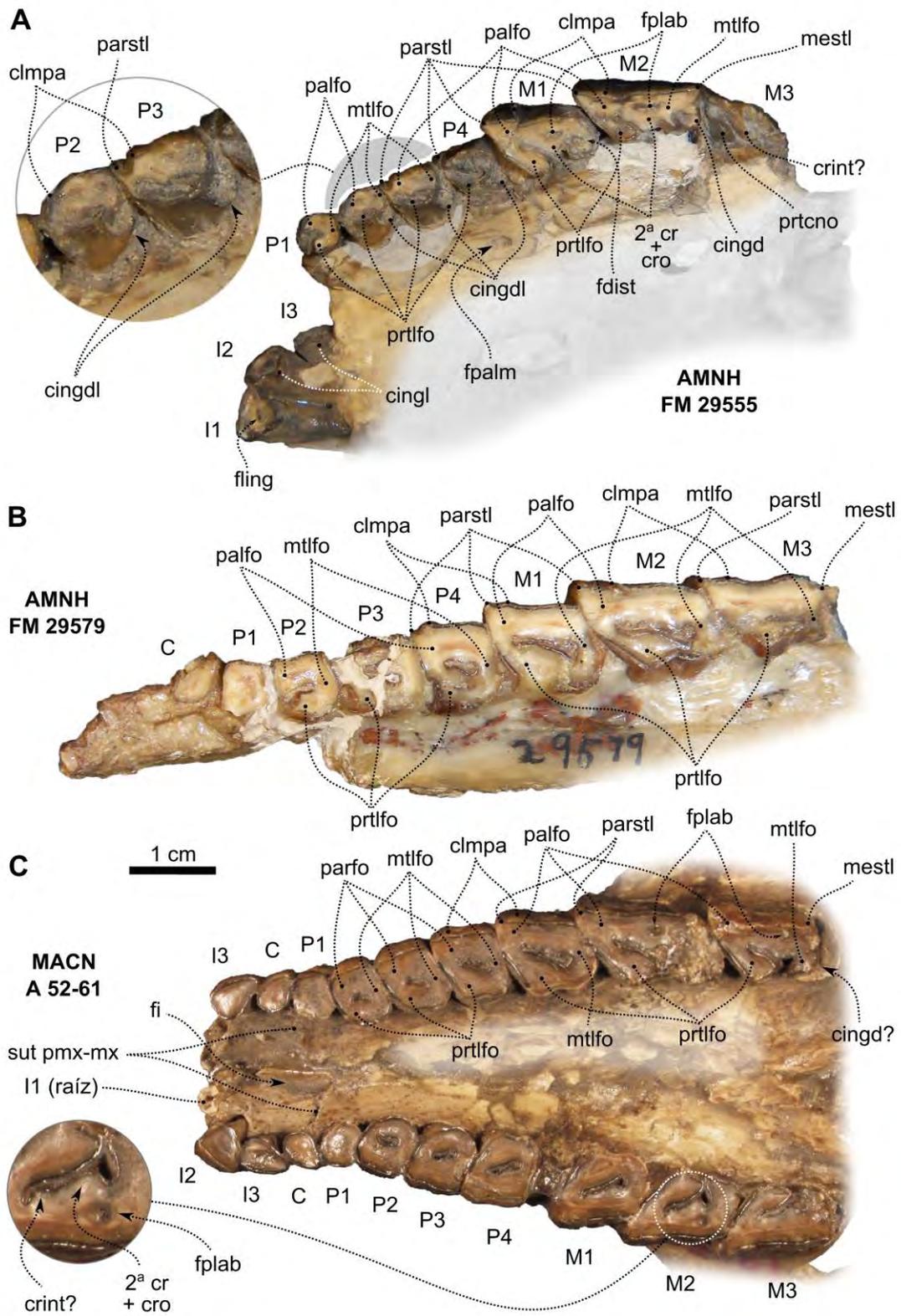
**Fig. 46:** cráneo de *Rhynchippus pumilus* (MACN A 52-61) en vista lateral (A), dorsal (B) y ventral (C). La figura en el centro indica la principal deformación que presenta el material.

En vista lateral (Fig. 46 A), las órbitas son casi circulares y abiertas posteriormente, y si bien son similares a las de *R. equinus*, parecen ser un poco más grandes (esta apreciación es tentativa debido a la deformación que presenta el

especimen). Los arcos cigomáticos son ascendentes posterodorsalmente, y el diámetro dorso-ventral relativo parece ser algo menor al de *R. equinus*. La fosa glenoidea está precedida por un proceso preglenoideo (más acentuado que en *R. equinus*) y posteriormente limitada por el proceso postglenoideo. Posteriormente, el borde dorsal de los arcos cigomáticos se continúa con la cresta nugal. Los forámenes de la región temporal (que en el espécimen MPEF PV 695 de *R. equinus* se restringen a dos forámenes pares a nivel de la base de los arcos cigomáticos y sobre la sutura escamoso-parietal) se distinguen en *R. pumilus* no solo en estas regiones sino también en número variable y disposición asimétrica a nivel de los parietales (Fig. 46 B). Los *slices* muestran que estos forámenes (de acuerdo a lo esperado) se conectan intracranealmente con el seno venoso temporal.

### Región palatal y dentición superior

Como parece ser característico para el género, el morro es angosto y el arco premaxilar es cerrado y en "U". Si bien el espécimen está deformado, el paladar parece ser triangular, y comparte con *R. equinus* la presencia de dos grandes forámenes incisivos en la región anterior (Figs. 46 C y 47 C). La sutura premaxilomaxilar se distingue con claridad, y al igual que en *R. equinus*, se origina a nivel de los caninos y se dirige en sentido posteromedial hasta alcanzar la línea media a la altura del extremo distal del P1. Debido al deterioro del paladar del espécimen MACN A 52-61, no se distingue la sutura maxilo-palatina, como así tampoco los forámenes palatinos mayores. En el espécimen AMNH FM 29555 (Fig. 47 A) se observa lo que parece ser el foramen palatino mayor izquierdo. Llamativamente, se localiza muy por delante (a nivel del P4) de lo que se observa en *R. equinus* (en el cual se ubica a nivel del M2). Sin embargo, por el estado del material (muy fracturado y reconstruido), tanto la identidad como la ubicación de dicho foramen deben ser considerados con cierto reparo.



**Fig. 47:** paladar y dentición superior de *Rhynchippus pumilus*.

**Dentición**– Su dentición es completa y cerrada. Los incisivos decrecen en tamaño siendo el I1 el de mayor diámetro mesio-distal. Excepto por la diferencia de tamaño, los tres incisivos son similares en forma. Si bien en los especímenes asignados fehacientemente a la especie los incisivos están muy gastados, su contorno fuertemente triangular y la presencia de una foseta lingual en un incisivo aislado asignado tentativamente a *R. pumilus* (MACN A 52-65), permiten suponer la presencia de un cíngulo lingual. Este cíngulo es sumamente notorio en el espécimen AMNH FM 29555, el cual muestra un desgaste menor. Sin embargo, por tratarse de un espécimen de asignación dudosa, no sería prudente basar elementos descriptivos de la especie en base a dicho material. En el caso de MACN A 52-61, la dentición presenta un desgaste mucho mayor, por lo cual la foseta lingual ha desaparecido (Fig. 47). Al igual que en *R. equinus*, el canino (uniradiculado) es muy similar al I3, aunque su superficie oclusal es menor. En vista oclusal (similar a lo observado en otros “*Notohippidae*”) el desgaste modifica el contorno subelíptico o triangular simétrico original de los incisivos (principalmente en el I3) y caninos, otorgándoles un aspecto triangular asimétrico o en forma de “coma”, siendo el extremo distal más agudo.

Los premolares presentan una fosa central alargada en sentido mesio-distal. El P1 es el menor de los premolares, los cuales crecen en tamaño mesiodistalmente. Los P2, P3 y P4 son morfológicamente muy similares, de contorno más cuadrangular que el P1. La apreciación respecto de la morfología mesiolingual de los premolares de *R. equinus* es también válida para *R. pumilus*. En piezas con poco desgaste (ej. AMNH FM 29579), la fosa central se abre mesiolingualmente, mientras que en especímenes con mayor desgaste (ej. MACN A 52-61), la fosa central está cerrada (a veces borrada por completo) y no quedan rastros de la apertura mesiolingual ni de invaginaciones o fosetas que puedan interpretarse como reminiscencias de dicha apertura (Fig. 47).

Un elemento muy llamativo que se observa en los premolares 2, 3 y 4 del espécimen AMNH FM 29555 (“*Notohippidae*” aff. *R. pumilus*) es la presencia de un cíngulo distolingual cuya forma y orientación recuerda en cierta forma al cíngulo distolingual (*cup-shaped cingulum*) característico del género *Argyrohippus* (Fig. 47 A). Este cíngulo no se observa en los especímenes asignados con seguridad a la especie (Fig. 47 B y C), lo cual podría sin embargo explicarse por el mayor desgaste que presentan estos últimos. De hecho, si se analiza el contorno de las piezas desgastadas, se observa un abultamiento en el extremo distolingual de los premolares (sobre todo

en el P4). Si bien el cingulo no es tan alto como en *Argyrohippus* (ver más adelante), el desgaste que presenta el lectotipo (el cual alcanza la base de la corona en algunos sectores), podría haber superado el nivel del cingulo y haberlo borrado. Lamentablemente, la escasez de materiales limitan las comparaciones con otros especímenes, por lo que la asignación de AMNH FM 29555 a *R. pumilus* no puede hacerse de manera fehaciente. Por este motivo, la inclusión en la diagnosis del cingulo distolingual (que sin dudas sería de gran importancia desde el punto de vista de la caracterización de la especie) resulta imprudente en esta instancia.

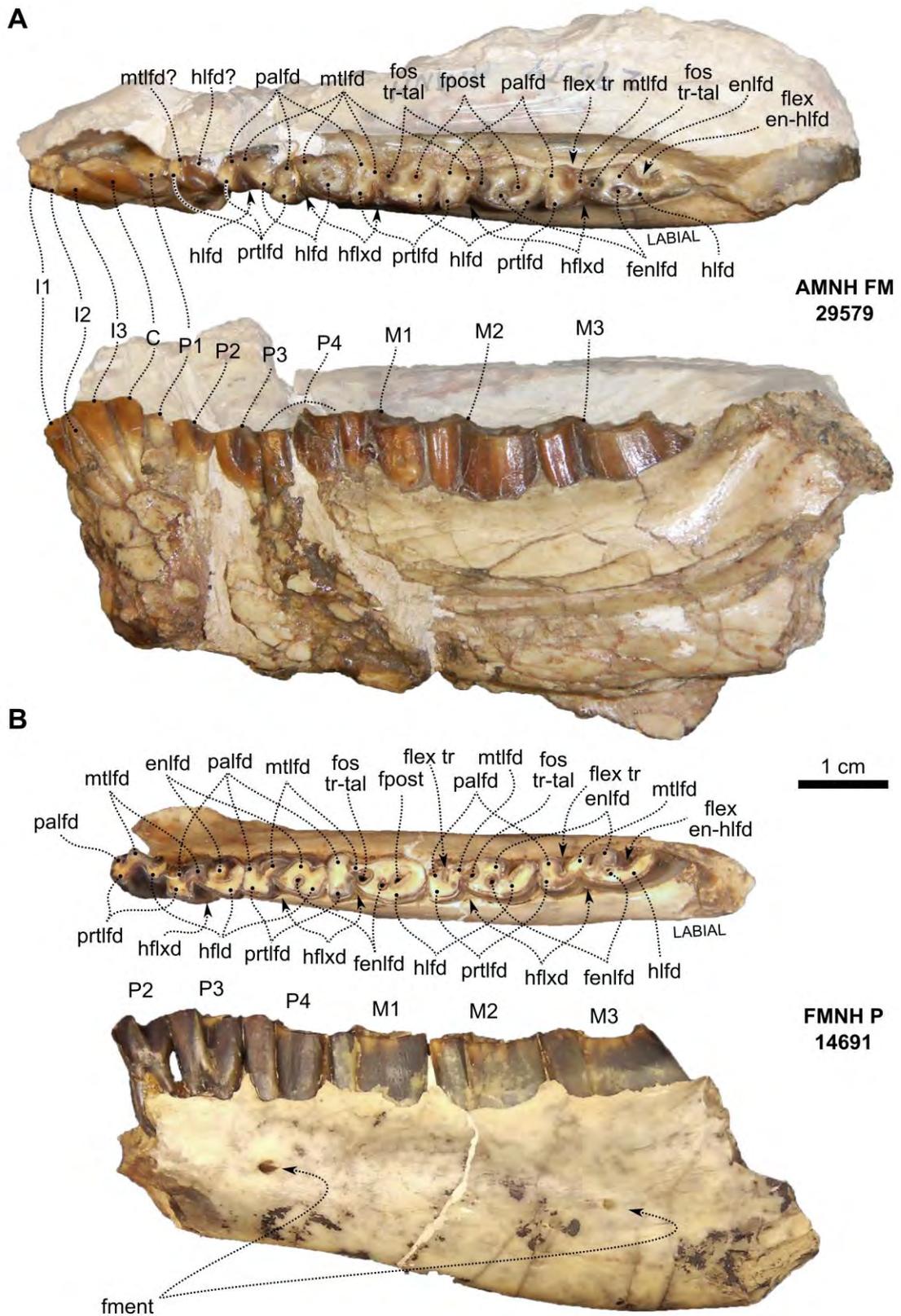
Respecto de los molares, presentan una morfología oclusal muy similar a la de *R. equinus*, romboidales y asimétricos producto principalmente del desarrollo del paralofio y de un marcado parastilo. Como se mencionó en la diagnosis, la fosa central parece no bifurcarse de manera tan evidente como en *R. equinus*, y por consiguiente, la cresta intermedia no se distingue con tanta claridad (Fig. 47 C). De todas maneras, esta particularidad parece estar afectada por el desgaste, por lo que no se puede hablar meramente de ausencia o presencia. Además de la fosa central y de la foseta distal, se observa la presencia de una foseta posterolabial, la cual no se encuentra en los especímenes descritos de *R. equinus* y por lo tanto parece ser uno de los escasos caracteres diagnósticos válidos. Aún así, su ausencia en el espécimen AMNH FM 29579 indica que como tantas otras, esta estructura es susceptible de borrarse con el desgaste (Fig. 47 B y C). El M3, por su parte, exhibe un metastilo moderadamente marcado por detrás de la columna del metacono, algo que no se distingue en *R. equinus*.

Nuevamente se deben mencionar algunas particularidades respecto del espécimen AMNH FM29555. El M1 y el M2 presentan una foseta posterolabial mucho más notoria. Lo mismo se observa respecto de la foseta distal del M1, mientras que en el caso del M2, se observa con claridad el cingulo distal, estado que precede al cierre de dicha foseta. Por su parte, el M2 presenta también un metastilo mucho más marcado y un protolofo menos desarrollado. Respecto del M3, (apenas emergido y sin desgaste), solo se distingue un protocono y lo que podría ser la cresta intermedia, separados por un amplio valle y sin constituirse en lofos (Fig. 47 A).

## Mandíbula y dentición inferior

A diferencia de *R. equinus*, los restos mandibulares de *R. pumilus* son fragmentarios y solo se conoce parte de la rama horizontal. Por este motivo, resulta difícil apreciar su robustez, aunque sobre la base de los fragmentos conocidos y a las proporciones de su contraparte craneana (posición de la fosa glenoidea y morfología del morro), es probable que su aspecto general haya sido similar al de la mandíbula de *R. equinus*. Incluso la profundidad relativa de la rama horizontal parece ser algo mayor si se comparan fragmentos mandibulares de ambas especies en vista lateral (Figs. 36 y 48).

**Dentición**– Los incisivos son muy similares a los de *R. equinus*. Lamentablemente, el desgaste que presentan en los especímenes en los cuales se han conservado, impide confirmar o no la presencia del cingúlido lingual. El canino es claramente incisiforme, aunque su diámetro mesio-distal es proporcionalmente mayor. La morfología oclusal de los premolares sigue el patrón descrito para *R. equinus* (y notohípidos en general), es decir un cambio gradual desde una morfología comparable en muchos aspectos a la del canino hacia una morfología claramente molariforme a nivel del p4. El p1 no se conserva en ninguno de los especímenes examinados. Solo se distingue su raíz en el espécimen AMNH FM 29579. El p2 y el p3 son muy similares, siendo el p3 de mayor tamaño (Fig. 48). Presentan un trigónido y un talónido claramente identificables, el primero constituido por un protolófido a partir del cual se origina un pliegue labial que se proyecta distalmente y un metalófido (incipiente en el p2 y bien visible en el p3). El talónido está constituido por un único lófido (hipolófido), que en el caso del p3, presenta una proyección lingual correspondiente al entolófido. El p4 es el mayor de los premolares. Está algo deteriorado en el espécimen AMNH FM 29479 (Fig. 48 A) pero excepcionalmente bien preservado en FMNH P 14691 (Fig. 48 B). En este último se distinguen con claridad un protolófido y un paralófido conectados constituyendo un único lófido transversal y un metalófido oblicuo. En el caso de este espécimen, el trigónido y el talónido aún no se han conectado, algo que sí ha ocurrido en AMNH FM 29579. Por su parte, el entolófido es mucho más evidente que en los premolares precedentes, y se distingue con claridad la fosétida del entolófido (Fig. 48).



**Fig 48:** mandíbula *Rhynchippus pumilus* representada por los especímenes AMNH FM 29579 (A) y FMNH P 14691 (B). Tanto en A como en B se muestran las vistas oclusal (arriba) y labial (abajo).

Una característica que se observa claramente en los especímenes de la figura 48 es el incremento en la altura relativa de las coronas desde el p1 al p4, especialmente notorio en vista labial, y favorecido por la ruptura del dentario a nivel del borde alveolar dejando expuesta la base y raíces de algunos de los premolares. Así como a nivel de la morfología oclusal se mencionó un patrón morfológico transicional (desde un p1 que en muchos casos es muy similar al canino, a un p4 que suele ser muy molariforme), es interesante notar que esta condición (la de la hipsodoncia) también varía entre el p1 y el p4. Si bien no se hizo mención al respecto, también se observa en *R. equinus*, y parece ser una condición generalizada para los taxones deseadenses.

Los molares presentan un talónido mucho más largo que el trigónido, especialmente acentuado en el m3. Como es común, el diámetro mesio-distal crece desde el m1 al m3, aunque el m1 es el de mayor diámetro labio-lingual. En los especímenes figurados, el desgaste del m1 ha conectado el metalófidio con el entolófidio originando una fosétida trigónido-talónido a partir de lo que en estadios previos fue el fléxido meta-entolófidio. Distalmente respecto de esta fosétida (aunque solo en el espécimen FMNH P 14691) se observa claramente la fosétida del entolófidio (Fig. 48 B). Es probable que su ausencia en otros especímenes se deba una vez más al factor desgaste. A su vez, el extremo lingual del entolófidio se conecta distalmente con el hipolófidio, definiendo así una tercera fosétida; la fosétida posterior.

El m2 muestra una morfología intermedia entre el m1 y el m3. Nuevamente, y dependiendo del desgaste, la fosétida posterior puede estar cerrada (AMNH FM 29579) o abierta lingualmente (FMNH P 14691), constituyendo así un fléxido ento-hipolófidio. En el mismo sentido, especímenes con menor desgaste (MACN A 52-62 y FMNH P 14691) muestran un fléxido lingual (a nivel del trigónido) entre el paralófidio y el metalófidio, el cual no se distingue en piezas más desgastadas. El m3 es el de menor diámetro labio-lingual y mayor diámetro mesio-distal, principalmente debido al gran desarrollo del talónido. En los especímenes MACN A 52-62, FMNH P 14691 y FMNH P 14673, el margen lingual presenta cuatro lóbulos separados por el fléxido del trigónido (entre el paralófidio y el metalófidio), el fléxido meta-entolófidio y el fléxido ento-hipolófidio (Fig. 48 B). En otros especímenes (MACN A 52-67, FMNH P 14691),

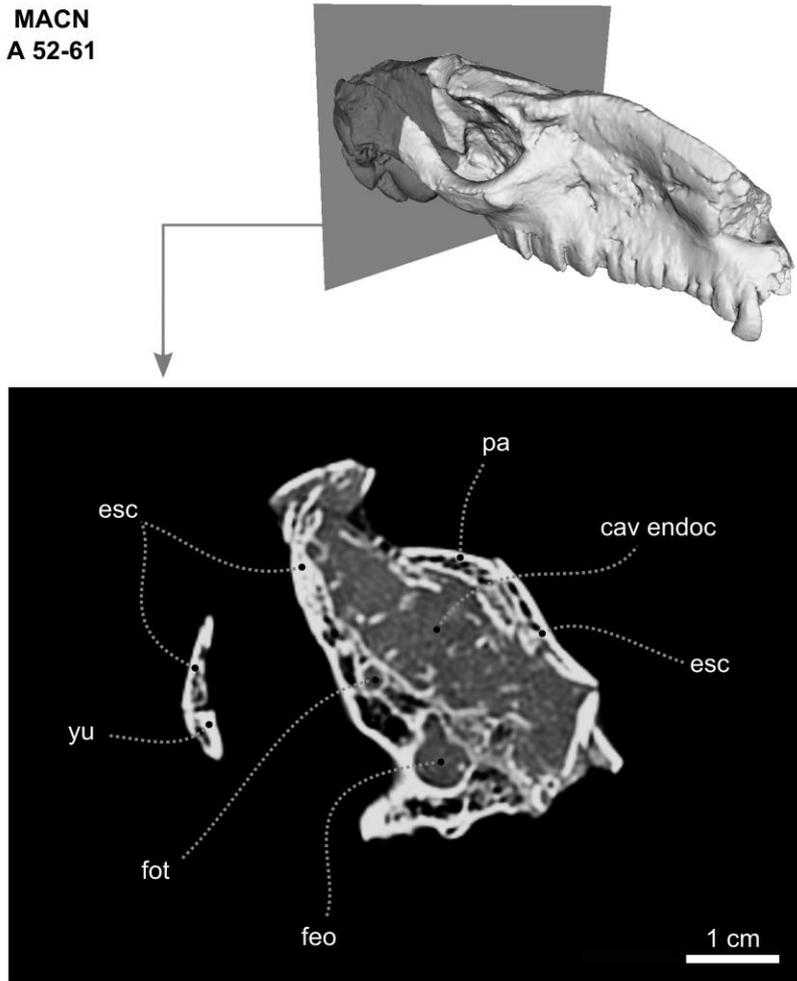
algunos lófidios se conectan lingualmente cerrando las fosétidas correspondientes y atenuando el aspecto lobulado del margen lingual (Fig. 48 A).

### Región orbitotemporal

Solo en el lectotipo MACN A 52-61 se ha conservado esta región. Lamentablemente no se pueden apreciar detalles de la pared orbital ya que el material está deformado, muy fracturado y parcialmente cubierto con sedimento. Las órbitas son circulares y abiertas posteriormente. Como se mencionó, el diámetro dorso-ventral de los arcos cigomáticos parece ser algo menor que en *R. equinus*, lo cual le confiere un mayor tamaño relativo a la órbita en vista lateral. Debido al deterioro mencionado, es imposible describir la forma del lacrimal y sus contactos, aunque se puede observar que no hay exposición facial de este elemento. La apertura orbital del canal infraorbital no puede identificarse debido a la acumulación de sedimento.

Sí se distingue con claridad la apertura del canal supraorbital sobre el techo de la órbita (Fig. 46 A). Si bien el deterioro de las delicadas láminas que constituyen el fondo de la órbita y la presencia de sedimento imposibilitan la visualización del foramen óptico, la fisura esfenorbital y la apertura anterior del canal orbitotemporal, los dos últimos pueden identificarse claramente en los *slices* a nivel del extremo anterior de la fosa temporal (Fig. 49). Esto permite suponer que la disposición y el tamaño de estos forámenes habrían sido similares a lo mencionado para *R. equinus*. Por el contrario, el piso de la órbita está sumamente deteriorado, de manera tal que no se pueden distinguir los forámenes palatinos posteriores ni la fisura esfenopalatina, ya sea a ojo desnudo o a través de los *slices*.

MACN  
A 52-61



**Fig. 49:** *ct-slice* a nivel de la región orbitotemporal del espécimen MACN A 52-61 (*Rhynchippus pumilus*) para señalar la fisura esfenorbital (feo) y la apertura anterior del canal orbitotemporal (fot).

### Basicráneo y región auditiva

La morfología general es ampliamente coincidente con lo descrito para *R. equinus* (Fig. 40), por lo cual muchos aspectos serán mencionados sin entrar en detalles puesto que ya han sido desarrollados en base al espécimen MPEF PV 695. Al igual en el caso de la región orbitotemporal, la descripción del basicráneo y de la región auditiva se basa en MACN A 52-61. A nivel de las coanas, las crestas pterigoideas (o entopterigoideas) y palatinas (o ectopterigoideas) solo se observan del lado derecho (Fig. 40 B), mientras que están deterioradas y solo se observa su base en el lado izquierdo. Entre ellas, y orientada posterolateralmente, queda definida la fosa escafoides, origen del músculo tensor del velo del paladar (Figs. 40 B y 46 C).

La interpretación morfofuncional de esta región es la misma que para los notohípidos ya descritos. Los elementos que constituyen el techo de las coanas no pueden describirse debido al deterioro del material y a la presencia de sedimento. A nivel del extremo anterior de las bulas se distingue el contacto entre el basiesfenoides y el basioccipital (Fig. 46 C).

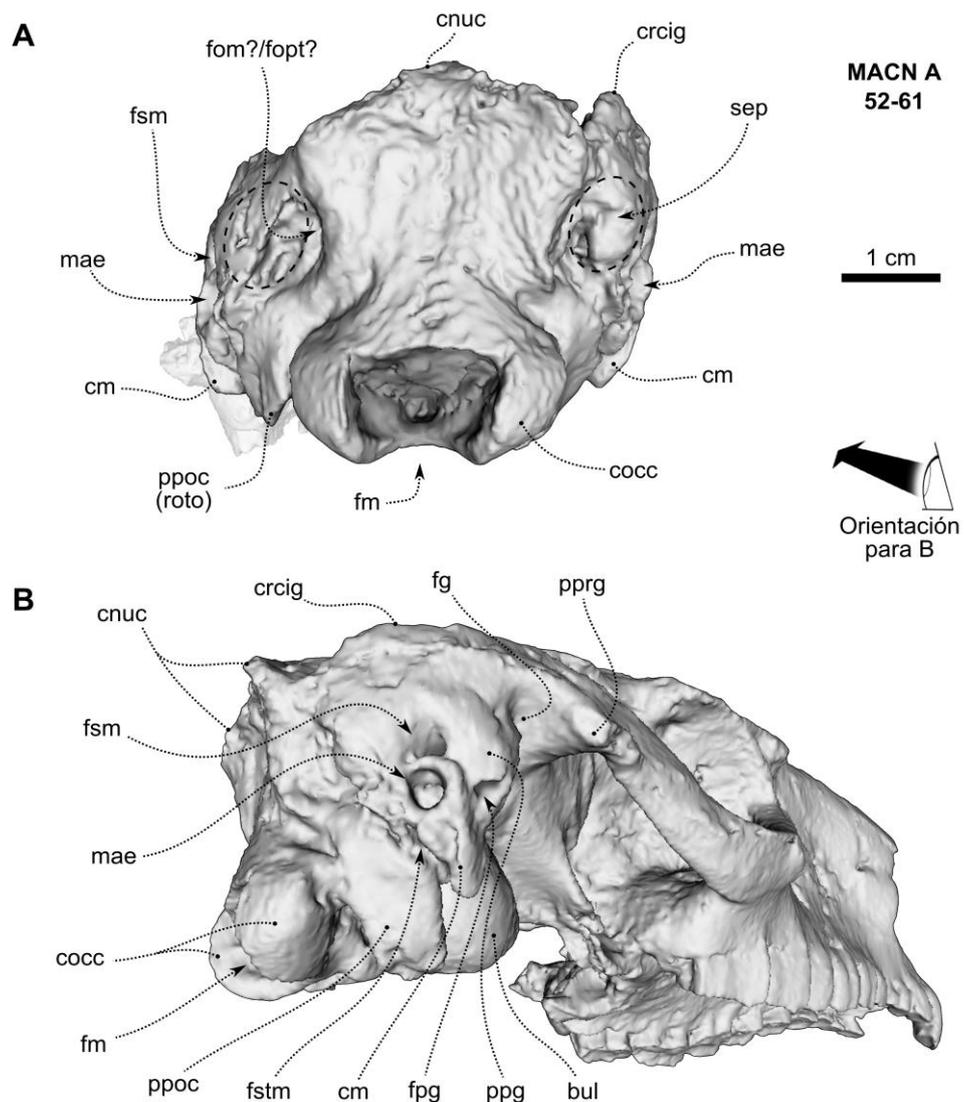
Las bulas auditivas de *R. pumilus* son globosas y de gran tamaño, incluso más grandes (en términos relativos) que en *R. equinus*. Solo la bula derecha se ha conservado, y a pesar de estar algo deformada, su forma parece ser subesférica, levemente aguzada en su extremo anterior. Su deterioro a nivel del contacto con el aliesfenoides y el basiesfenoides impiden confirmar la presencia del proceso estiliforme (Fig. 40). La exploración de su interior mediante los *slices* muestran la presencia de tejido óseo esponjoso en el extremo anterior. No se reconocen estructuras que puedan ser interpretadas como evidencia de un septo que divida parcialmente o totalmente el interior de la bula, aunque la presencia de sedimento y las fracturas con cierto desplazamiento impiden corroborarlo fehacientemente. En cambio, se observa claramente la presencia de una cavidad paratimpánica, similar a lo señalado en *R. equinus* y mencionada por MacPhee (2014) para *Protypotherium* sp.

Dorsalmente, la cavidad de la bula está en comunicación con la cavidad timpánica propiamente dicha. El meato tubular osificado desemboca en la región dorsal de la cavidad timpánica y no parece protruir dentro de esta. Los senos epitimpánicos son esféricos y bien desarrollados, constituyendo una cavidad par casi tan voluminosa como las bulas auditivas. Su conexión con la cavidad timpánica se da a través del foramen neumático y se distingue aún con mayor claridad, a través de los *slices*, que en *R. equinus*.

Lamentablemente el deterioro a nivel del contacto de la bula auditiva con el ali y basiesfenoides y la presencia de sedimento en esa región no permiten apreciar la morfología de los forámenes, fenestras o fisuras a través de los cuales saldrían la rama mandibular del nervio trigémino (V3) y los nervios del canal pterigoideo. Si bien se esperaría una morfología similar a la de *R. equinus*, lo cierto es que no se puede confirmar a través de la observación directa de *R. pumilus* (Fig. 40). Tampoco es posible identificar la salida de la *chorda tympani* aunque en este caso no resulta extraño puesto que se trata de un foramen muy pequeño que incluso podría abrirse

en forma de fisura entre el timpánico (a nivel de la base de la bula auditiva ) y el complejo esfenoidal.

Como se puede apreciar en las figuras 40 B y 46 C, la deformación del material ha provocado un leve desplazamiento de casi todo el complejo occipital de manera tal que el basioccipital está deteriorado a nivel de su contacto con la pared posterior de la bula auditiva. Por este motivo, no se puede observar a ojo desnudo la posición y la forma del foramen yugular (pasaje del los nervios craneales IX, X y XI y de la vena yugular interna). Sin embargo, sí se aprecia en los *slices*, lo cual permite suponer una ubicación similar a lo descrito para *R. equinus*. Por su parte, el canal asociado al pasaje de la arteria carótida interna no se distingue con tanta claridad, aunque la amplia coincidencia morfológica general con *R. equinus*, sugiere una condición también similar a este respecto.



**Fig. 50:** reconstrucción 3D de *Rhynchippus pumilus* (MACN A 52-61) en vista occipital

(A) y posterolateral (B).

Por detrás del proceso postglenoideo se ubica el foramen suprameatal (pasaje de la vena homónima), mientras que el mae se localiza justo por debajo de éste (Fig. 50). Ambos son de sección circular, siendo el mae de mayor tamaño. Ventralmente, entre el margen posterior de la cresta meatal y la base del proceso paraoccipital, se ubica el foramen estilomastoideo, pasaje del nervio facial y probablemente de la arteria estilomastoidea (Fig. 50). Siguiendo el mismo criterio que en los taxones ya descritos, mencionaré en esta sección la localización y morfología del receso timpanohioideo. Constituye una depresión en forma de una cavidad pequeña, de sección circular, y en la misma posición que en *R. equinus*. (Fig. 40 B).

Petroso- Las tomografías realizadas sobre el espécimen MACN A 52-61 aportaron valiosa información no solo a nivel de la morfología superficial del petroso sino también a nivel de la cóclea y los canales semicirculares, algo inédito para un "Notohippidae" (Fig. 51). De acuerdo a lo esperado, la morfología del petroso es muy similar a la de *R. equinus*. En vista endocraneana (Fig. 51 A) destaca la cresta petrosa, ubicada anterodorsalmente respecto del mai. Es más acentuada que en *R. equinus*, y el proceso ventromedial parece estar más desarrollado. Sin embargo, y considerando que probablemente se trata de una osificación tentorial, sería esperable cierta variabilidad morfológica, incluso entre individuos de la misma especie. Por otra parte, hay un componente tafonómico extra que podría sumar variabilidad, y también quizás un componente técnico asociado a la manipulación de la información tomográfica y la reconstrucción 3D que podría contribuir a diferencias menores en la reconstrucción final de los modelos. No se observa una comisura prefacial marcada, mientras que la cresta que separa el mai de la fosa subarcuata es menos acentuada. Por su parte, la fosa subarcuata es poco profunda, aunque claramente identificable. Al igual que en *R. equinus*, no se distingue la presencia de un canal petromastoideo, aunque su ausencia debería confirmarse con estudios más sensibles (microtomografía). El mai es más estrecho que en *R. equinus* y bastante circular. Está dividido por la cresta transversa (ubicada profundamente dentro del meato) y tanto el foramen acústico superior (pasaje del nervio facial) y el foramen acústico inferior (pasaje del nervio vestibulococlear) se distinguen claramente (Fig. 51 A).

La superficie ventrolateral (o timpánica) está algo deteriorada a nivel del promontorio (Fig. 51 B). Sin embargo, se aprecia claramente su aspecto globoso y de contorno elíptico. Tanto el reborde medial como el ala epitimpánica presentan un margen muy irregular, lo cual se debe probablemente a defectos de la reconstrucción producto de la falta de contraste con el timpánico subyacente. Sobre la región posterior del promontorio se identifican claramente la fenestra coclear (asociada a la membrana timpánica secundaria) y la fenestra vestibular (asociada al estribo). Si bien parecen más pequeñas respecto de *R. equinus*, sería necesaria una resolución mayor (idealmente 1024x1024 píxeles de resolución gráfica y un espaciado [*interslice*] menor a 0,1 mm) para poder realizar comparaciones con tal detalle.

Al igual que lo observado en *R. equinus*, el surco facial rodea posterodorsalmente al promontorio. No se distingue una fosa estapedial ni una fosa postpromontorial evidentes, pero es posible que sus límites sean sutiles y que confluyan parcialmente con el surco facial (Fig. 51 B). Hacia el extremo anterior el surco facial se observa una depresión marcada que por su posición podría constituir el foramen facial secundario, algo que debería confirmarse con mayor resolución. Al igual que en *R. equinus*, no se distingue el *hiatus Fallopii* (salida del nervio petroso mayor), lo que probablemente sea atribuible a problemas de preservación o de sensibilidad del método.

Al observar el petroso *in situ* se identifican los surcos asociados a los senos venosos de la pared y base del cráneo. Dorsalmente, entre el petroso y el escamoso, se observa el amplio surco correspondiente al seno venoso temporal, mientras que el seno sigmoideo se habría ubicado por detrás del petroso (entre éste y el occipital), en coincidencia con lo mencionado para *R. equinus*. El seno sigmoideo confluye con el seno petroso inferior en la vena yugular interna, para luego abandonar la cavidad craneana a través del foramen yugular. Al igual que en *R. equinus*, el seno petroso inferior se habría alojado entre el margen ventromedial del petroso y el margen lateral del basioccipital.

Internamente, se logró la reconstrucción de los espacios correspondientes al canal coclear y a los canales semicirculares, algo que no se pudo obtener en *R. equinus* ni en ninguno de los especímenes tomografiados de otros taxones (ver más adelante). Como es común en los mamíferos, el canal coclear se ubica anteroventralmente respecto de los canales semicirculares (Fig. 51 C-E). Si bien se insinúa su forma

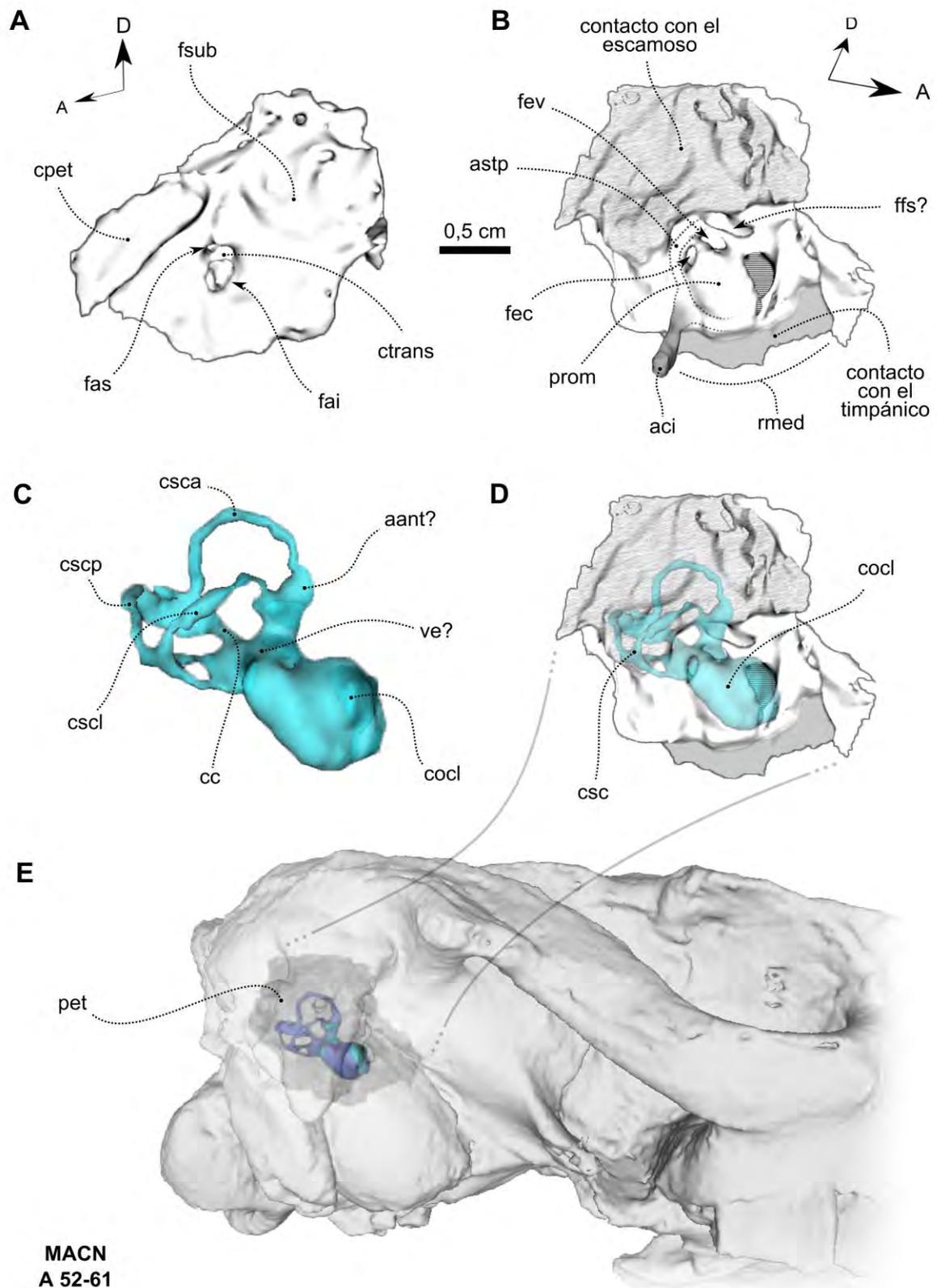
típicamente espiralada (caracol), no es posible medir la cantidad de vueltas o grados de rotación. En términos volumétricos constituye la mayor parte del oído interno, característica compartida con *Notostylops* (Macrini *et al.*, 2010) y con el espécimen indeterminado del Eoceno temprano de São José de Itaboraí, Brasil, MNHN F BRD 23 (Billet y Muizon, 2013), únicos Notoungulata (además del trabajo pionero de Simpson [1936] sobre *Oldfieldthomasia*) para los cuales ha sido descrito el oído interno.

Por su parte, no se distingue el acueducto coclear (conexión del espacio perilinfático del oído interno con el espacio subaracnoideo de la cavidad endocraneana [Meng y Fox, 1995]), probablemente por tratarse de un canal sumamente delgado (en *Notostylops*, el acueducto coclear es mucho más delgado que los canales semicirculares [Macrini *et al.*, 2010]). Dorsolateralmente respecto del canal coclear se ubica el vestíbulo, cuya posición y tamaño son comparables a la de *Notostylops* (Fig. 51 C). Lamentablemente no se distinguen abultamientos que puedan asociarse a las cámaras que constituyen el vestíbulo (sáculo y utrículo), aspectos morfológicos de gran detalle que deberían explorarse mediante microtomografía.

Posterodorsalmente respecto del canal coclear y del vestíbulo se identificaron claramente los canales semicirculares, al punto de poder obtener una reconstrucción aproximada. Si bien el detalle no permitió la toma de medidas con precisión submilimétrica (como la luz de los canales) sí permitió una apreciación del radio del semicírculo definido por cada uno. De ellos, el canal semicircular anterior es el mayor, seguido por el canal semicircular posterior y el lateral, siendo este último claramente el menor. Al igual que lo mencionado por Macrini *et al.* (2010) para *Notostylops*, ninguno presenta ondulaciones marcadas, manteniéndose aproximadamente en un mismo plano a lo largo de su recorrido (Fig. 51 C).

Tanto la ampolla anterior como la ampolla lateral (engrosamientos del extremo anterior de los respectivos canales) se identifican con cierta facilidad, aunque no así en el caso de la ampolla posterior (Fig. 51 C). Finalmente, y siendo una generalidad para los mamíferos, el extremo posterior del canal semicircular anterior y el extremo anterior del canal semicircular posterior confluyen en la *crus commune*. No se distingue con claridad la *crus commune* secundaria (confluencia del extremo posterior del canal semicircular lateral y posterior), y si bien sería consistente con lo observado en *Notostylops* y en el MNHN F BRD 23 (Notoungulata indet.), la

reconstrucción a nivel de esta región es algo deficiente en el espécimen aquí descrito (MACN A 52-61).



**Fig. 51:** reconstrucción 3D de *Rhynchippus pumilus* (MACN A 52-61). Petroso derecho

en vista endocraneana (A) y timpánica (B), molde interno de la cóclea y de los canales semicirculares (C), petroso derecho en semitransparencia para dejar ver las cavidades del oído interno (D) y vista posterolateral del cráneo en semitransparencia para apreciar la ubicación *in situ* del petroso y del oído interno (E).

#### Región occipital (occipucio)

Al igual que en *R. equinus*, el foramen magnum es aproximadamente cuadrangular en vista posterior, pero a diferencia de éste, la escotadura intercondilar es levemente más amplia (Figs. 40 B y 46 C). A pesar de estar algo deteriorado, el basioccipital (margen anterior del foramen magnum) muestra una quilla o cresta media, aunque lamentablemente su desarrollo y extensión resultan difíciles de determinar. Los cóndilos occipitales son aproximadamente elípticos, de cuello muy corto y con el eje mayor oblicuo. En su base se ubican los forámenes hipoglosales (o condilares), aunque solo se distingue el derecho ya que el izquierdo está muy deteriorado. Su forma y ubicación responden a lo descrito para *R. equinus*. Los procesos paraoccipitales también están rotos y solo se observa su base, ubicados posterodorsalmente respecto de la bula y anterodorsalmente respecto de los cóndilos occipitales (Figs. 40 B y 50 B).

En vista posterior (Fig. 50 A) resulta difícil precisar si hay o no exposición occipital del petroso. Incluso en los *slices*, la presencia de sedimento y el desplazamiento de los elementos óseos a nivel de esta región impiden corroborarlo. Sin embargo, dada la particular similitud que presenta con *R. equinus*, sería esperable que *R. pumilus* muestre una morfología similar también a este respecto. El deterioro mencionado condiciona de igual manera la identificación de los forámenes pares a nivel de la constricción occipital (tanto a ojo desnudo como a partir de los *slices*), dificultando la comparación con lo observado en *R. equinus* y la inferencia vascular asociada. Dorsalmente, el supraoccipital contacta con el margen posterior de los parietales (o interparietales), a pesar de no ser evidente la sutura. Tanto la cresta nugal (bastante deteriorada) como las crestas dorsales de los arcos cigomáticos coinciden con lo mencionado para *R. equinus* (Fig. 50 A).

*RHYNCHIPPUS BRASILIENSIS* Soria y Alvarenga, 1989

**Holotipo:** DGM 1092-M (fragmento de hemimandíbula izquierda con talónido del m2 y m3 completo).

**Especímenes incluidos:** DGM 1096-M (P4 derecho, asignado tentativamente por Soria y Alvarenga, 1989). Los especímenes MNHN Bol V 003456 (paladar reconstruido con toda la dentición excepto I2, P1 y M3 derechos y P1-2 izquierdos), MNHN Bol V 003457 (porción rostral del cráneo y mandíbula en oclusión, en un nódulo muy consolidado), MNHN Bol V 003458 (porción rostral con I1-P3 derechos e izquierdos), MNHN Bol V 003647 (P2-M1 derechos), UF 91927 (mandíbula con di1-2, dp2-4 y m1-2 izquierdos, y di1-2, dp3 y m2 derechos), UF 149201 (fragmento de hemimandíbula izquierda con p2-m3), UF 149202 (fragmento mandibular con i1-m3 izquierdos, i3-p3 derechos y porción distal del húmero derecho), UF 149203 (m2-3 izquierdos), UF 149205 (m1-2 derechos) y UF 149227 (porción distal del húmero izquierdo) fueron asignados por Shockey (1997) como *Rhynchippus* cf. *R. brasiliensis*. De acuerdo al autor, el carácter fragmentario del holotipo impide asignarlos con mayor certeza. Por su parte, el espécimen DGM 1089-M (hemimandíbula izquierda con raíces de p4-m3 y m3 con trigónido incompleto) fue considerado como un Notohippidae indet. por Soria y Alvarenga (1989), pero revisado y asignado posteriormente a *R. brasiliensis* por Couto-Ribeiro (2010).

**Procedencia geográfica:** centro del estado de São Paulo, Brasil. Los especímenes del MNHN (Bolivia) provienen de Salla, Bolivia.

**Procedencia estratigráfica:** Formación Tremembé (Oligoceno superior) (Soria y Alvarenga, 1989). Los especímenes de Bolivia provienen de los “estratos de Salla” (*Salla Beds*), (Oligoceno superior) (Shockey, 1997).

**Diagnosis:** de acuerdo a la diagnosis original (Soria y Alvarenga, 1989) solo se diferencia de sus congéneres por ser de menor tamaño que *R. equinus* (~25% más pequeño en base a las medidas provistas por los autores) y de mayor tamaño que *R. pumilus* (~35% más grande en base a las medidas referidas).

## Descripción

Poco se conoce de la morfología craneana de *R. brasiliensis* puesto que el holotipo consiste simplemente en dos piezas de la dentición inferior, mientras que el

otro espécimen de la serie tipo (asignado tentativamente por los autores) consiste en un P4 aislado. Por su parte, los especímenes de Salla (*Rhynchippus* cf. *R. brasiliensis*) permiten una apreciación más amplia de la dentición superior, la forma del arco premaxilar y algunos aspectos de la mandíbula y dentición inferior. Si bien hay restos de otras regiones del cráneo, su preservación no es buena, por lo que no es posible su descripción.

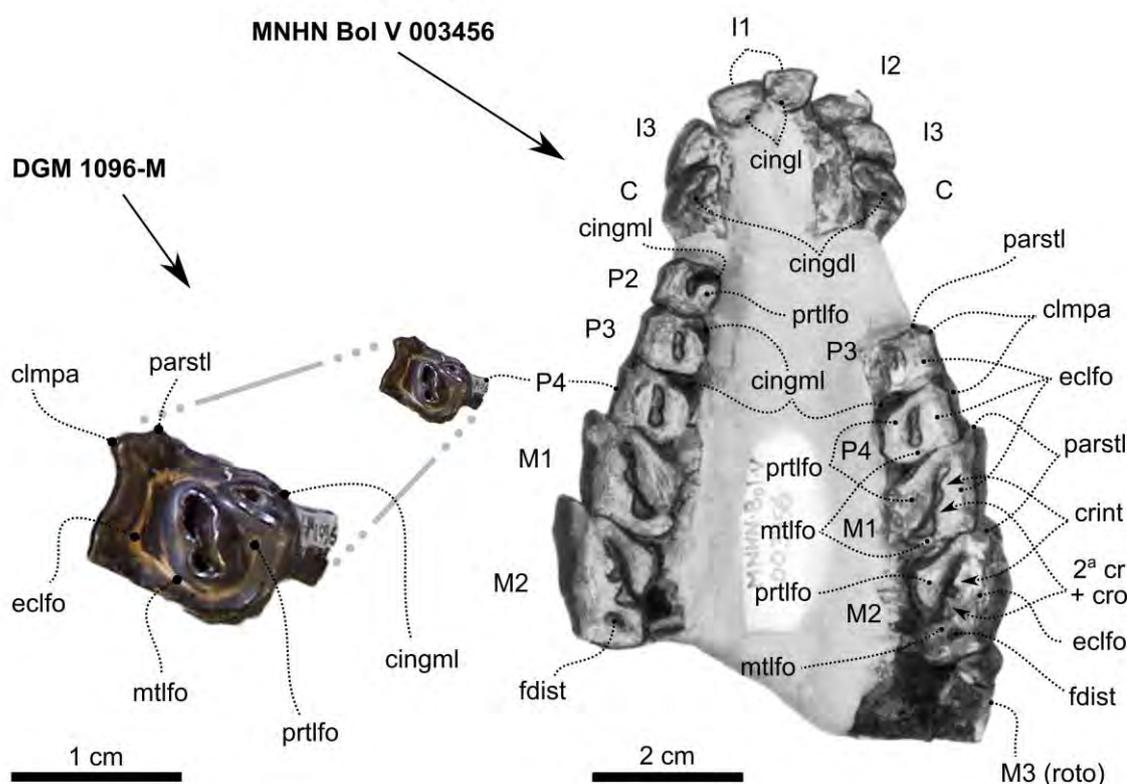
#### Región palatal y dentición superior

La descripción de la forma del paladar y de la dentición anterior se hará en base a los especímenes DGM 1096-M y MNHN Bol V 003456 (Fig. 52). Si bien en este último el paladar está reconstruido, la disposición de las piezas y los fragmentos del maxilar que se han preservado permiten suponer que representa su verdadera forma. Se trata de un paladar ancho en la base, con una sutil constricción a nivel del P1 (faltan ambos) y con un arco premaxilar redondeado, en coincidencia con lo observado tanto en *R. equinus* como en *R. pumilus*. Por estar reconstruido, no se pueden apreciar otras características del paladar como suturas y forámenes.

**Dentición**– Presenta una dentición toxodonte típica, muy similar a la de de las otras especies del género. De hecho, las pocas diferencias que se mencionarán están relacionadas a la presencia de algunos rasgos más (o menos) acentuados, y no a la presencia de estructuras exclusivas o a diferencias morfológicas que se perciban de manera evidente. Los incisivos son grandes, y su forma es muy similar a la de *R. equinus*. Sin embargo, los tres incisivos parecen ser aproximadamente del mismo tamaño, a diferencia de *R. equinus* en el que se observa la relación de tamaños típica  $I1 > I2 > I3$  (Fig. 52). El I1 presenta una cara labial casi recta o levemente convexa, mientras que hacia la base de la cara lingual se observa un pequeño reborde, probablemente correspondiente al cingulo lingual. El I2 puede observarse parcialmente del lado izquierdo, mientras que falta en el lado derecho. Si bien está partido, su morfología es ampliamente coincidente con la del I1.

El I3 en cambio está preservado en ambos lados. Su cara labial es más convexa en vista oclusal, con un diámetro mesio-distal mucho mayor que el labio-lingual. Si bien está algo deteriorado, se observan restos de un cingulo distolingual, similar a lo mencionado para *R. equinus*. Este cingulo se distingue con mayor claridad en el

canino, el cual está integrado al arco premaxilar y cuya forma es muy similar al del I3. Es posible que el cíngulo lingual del I1-2 y el cíngulo distolingual del I3-C sean estructuras homólogas, y que su posición relativa varíe en función de la variación morfológica gradual que se da entre el I1 y el C.



**Fig. 52:** P4 de *Rhynchippus brasiliensis* (DGM 1096-M) y paladar de *Rhynchippus* cf. *R. brasiliensis* (MNHN Bol V 003456), este último tomado de Sockey (1997).

Los premolares 2 a 4 son bien cuadrangulares (no se ha preservado ninguno de los P1). Presentan una fosa central simple y alargada mesiodistalmente. En el caso del P2, la fosa está abierta mesiolingualmente, limitada anteriormente por una proyección lingual del paralofo que se curva (de igual manera que en *R. equinus*) constituyendo un cíngulo mesiolingual. Como se mencionó para las otras especies del género, la fosa central de los premolares se cierra mesiolingualmente en estadios avanzados de desgaste. En el caso del P3, la fosa está cerrada por una delgada conexión entre el protolofo y el paralofo, similar a lo observado en el P4. En DGM 1096-M (P4), el aspecto cuadrangular es aún más notorio, siendo su diámetro mesio-distal medido sobre la cara labial casi igual al diámetro mesio-distal medido sobre la cara lingual (a diferencia de MNHN Bol V 003456 en el que el primero es levemente

mayor que el segundo). Sin embargo, DGM 1096-M está más desgastado (el cíngulo mesiolingual es casi una foseta), por lo que el contorno en vista oclusal también puede variar levemente. Al comparar el espécimen MNHN Bol V 003456 con especímenes de *R. equinus* y *R. pumilus*, los premolares de *Rhynchippus* cf. *R. brasiliensis* parecen ser más pequeños en relación a los molares, siendo la diferencia entre el P4 y el M1 más acentuada (Fig. 52).

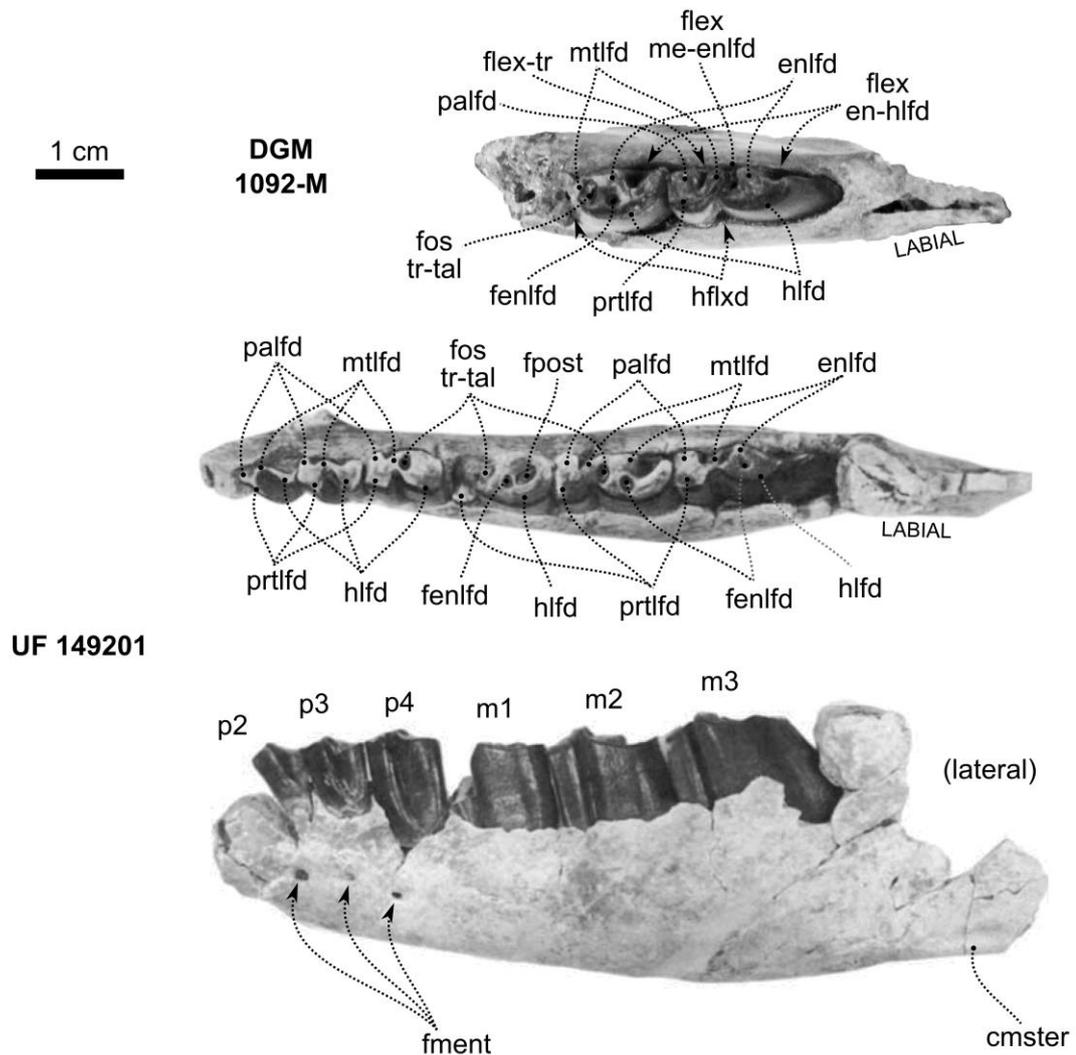
Respecto de los molares, se observan claramente las dos proyecciones del ectolofo correspondientes a la cresta intermedia y segunda cresta (probablemente más el crochet). En el caso del M2 (notoriamente más grande que el M1), la fosa central está abierta lingualmente. Distalmente se distingue con claridad la foseta distal en una posición central del metalofo. Tanto el M1 como el M2 presentan un marcado parastilo, más marcado que en las otras especies del género. A igual que en *R. equinus* (y a diferencia de *R. pumilus*), no se observa la presencia de una foseta posterolabial. Respecto del M3, solo se observa el extremo mesiolabial y parte de la raíz, por lo que no puede describirse su morfología oclusal (Fig. 52).

#### Mandíbula y dentición inferior

Solo el m3 y el talónido del m2 (correspondientes al holotipo) representan el registro mandibular de *R. brasiliensis*. Sin embargo, también se tuvieron en cuenta los especímenes de Salla UF 149201 y UF 149202, asignados tentativamente a *R. brasiliensis* (Shockey, 1997). Como se puede ver en el espécimen UF 149201 (Fig. 53), el margen ventral de la rama horizontal es apenas convexo, con una leve constricción por delante del ángulo mandibular. Por detrás de la constricción se observa el extremo anterior de la cresta masetérica, similar a lo mencionado para las otras especies del género. A nivel del p2, p3 y p4 se distinguen tres forámenes mentonianos, aunque probablemente haya otros a nivel de los molares disimulados por la presencia de sedimento. La profundidad mandibular es comparable a la de *R. equinus*.

**Dentición**– El espécimen UF 149202 (no figurado) es el único que conserva la dentición anterior, lamentablemente muy desgastada. Los incisivos (y el canino, que es incisiviforme) crecen distalmente en tamaño y se insertan de manera

procumbente. Si bien el mencionado desgaste impide describir otros aspectos, es probable que su morfología sea muy similar a la de las otras dos especies del género.



**Fig. 53:** mandíbula y dentición inferior *Rhynchippus brasiliensis* (DGM 1092-M) y *Rhynchippus* cf. *R. brasiliensis* (UF 149201). Fotografías tomadas y editadas de Melo *et al.* (2007) (DGM 1092-M) y Shockey (1997) (UF 149201).

La morfología oclusal de los premolares varía gradualmente desde un p1 similar al canino hasta un p4 bien molariforme. En el p2 (y probablemente el p1), el paralófidio, metalófidio e hipolófidio constituyen una cresta aproximadamente sinusoidal, cuyo punto más elevado en vista lateral se corresponde posicionalmente con el metalófidio. Por su parte, el protolófidio está reducido a una crístida labial que se curva distalmente, siguiendo un patrón similar al descrito para *R. equinus* y *R. pumilus*. En el p3 los lófidios se distinguen con mayor claridad, principalmente el

protolófido y el hipolófido, este último engrosado por la presencia de lo que probablemente sea un entolófido incipiente (Fig. 53). El p4 muestra una forma molariforme típica, con un trigónido que se diferencia claramente del talónido, separados por un hipofléxido típico. Entre el metalófido y el entolófido queda definida una fosétida trigónido-talónido derivada del cierre del fléxido meta-entolófido, la cual se borra en estadios avanzados de desgaste.

Los molares presentan un talónido mucho más largo que el trigónido, y al igual que en *R. equinus* y *R. pumilus*, el tamaño relativo del talónido respecto del trigónido aumenta distalmente. Además de la fosétida trigónido-talónido, el m1 permite observar la presencia de la fosétida del entolófido y de la fosétida posterior (derivada del fléxido ento-hipolófido). Esta última no está presente en el m3 del holotipo (mucho menos desgastado), en el que apenas se insinúa el fléxido ento-hipolófido. El paralófido y metalófido del m2 de UF 149201 (*Rhynchippus* cf. *R. brasiliensis*) están separados lingualmente por el fléxido del trigónido, algo que no puede corroborarse en el holotipo (DGM 1092-M) debido a que esa porción del m2 está rota. Tanto en UF 149201 como en DGM 1092-M, se observan las fosétidas trigónido-talónido y del entolófido, mientras que un marcado fléxido ento-hipolófido separan estos dos lófidos del talónido. Por el contrario, en el m3 no se observa la fosétida trigónido-talónido debido a que aún no se ha cerrado el fléxido meta-entolófido (Fig. 53). A pesar de no distinguirse en la figura, Soria y Alvarenga (1989) mencionan la presencia de restos de la cubierta de cemento en el extremo mesiolingual del m3, a nivel de la base de la corona.

### 5.2.2 – *Morphippus* Ameghino, 1897

Tres especies fueron descritas originalmente para el género; *M. complicatus*, *M. hypselodus* y *M. imbricatus* (Ameghino, 1897). Posteriormente, Ameghino (1899) describió una nueva especie, *M. corrugatus*, y dos años más tarde, dos especies más, *M. fraternus* y *M. quadrilobus* (Ameghino, 1901). Loomis (1914) consideró todas las especies (excepto *M. corrugatus*, que no fue mencionada) como *M. imbricatus*, atribuyendo las diferencias que pudieran existir entre ellas a la edad (en referencia a la ontogenia) y a la propia variabilidad intraespecífica.

Posteriormente, Patterson (1952, catálogo inédito) consideró a los especímenes tipo de *M. complicatus* (MACN A 52-83), *M. hypselodus* (MACN A 52-84), *M. fraternus* (MACN A 52-60) y al espécimen MACN A 52-59 de *M. imbricatus*, como pertenecientes a *Rhynchippus equinus*, mientras que consideró a *M. quadrilobus* (sin quedar muy claro en base a qué espécimen) como perteneciente a los Toxodontidae (la morfología del espécimen tipo de *M. quadrilobus* [MACN A 52-324] es coincidente con lo mencionado por Patterson, ya que corresponde casi con seguridad a un m3 de *Proadinotherium* sp.). A pesar de no haber sido mencionado por Patterson, López *et al.* (2010) examinaron el espécimen tipo de *M. corrugatus* (MACN A 52-602) y consideraron que, al igual que *M. quadrilobus*, se trataría de un Toxodontidae.

En consecuencia, solo sería válida la especie *M. imbricatus*, aunque no en base a la serie tipo original. Patterson (1952, catálogo inédito), incluyó en el hipodigma al espécimen MACN A 52-85 (tipo de *Eurygeniops normalis* de acuerdo a Ameghino, 1897) asumiendo entonces que este espécimen (fragmento de maxilar con P4-M3) correspondería a la dentición superior de *M. imbricatus*. Sin embargo, no hay evidencias que permitan asociar elementos craneanos (o de la dentición superior) con restos mandibulares de *M. imbricatus*. De igual manera, tampoco es correcto considerar elementos postcraneanos como el espécimen MACN A 52-77, un astrágalo izquierdo de aspecto toxodontoide pero sin posibilidad de asignación genérica ni específica (comunicación personal de M. Lorente y J.N. Gelfo). Por este motivo, el taxón solo estaría representado por la mandíbula.

**Especie tipo:** *Morphippus imbricatus* Ameghino, 1897.

**Taxones incluidos:** género monotípico.

**Distribución geográfica y estratigráfica:** Santa Cruz y Chubut, Argentina. Niveles de EM Deseadense (Oligoceno superior) de la Formación Sarmiento.

**Diagnosis ampliada**– El género se reconoce por la siguiente combinación de caracteres: (1) rama mandibular ascendente proporcionalmente más baja que en *Rhynchippus*, (2) ausencia de cingulo lingual en incisivos inferiores (o apenas insinuado), (3) ausencia de la fosétida del entolófido y de la fosétida posterior (al menos en especímenes con desgaste intermedio), a diferencia de *Rhynchippus* y *Mendozahippus*, y (4) extremo distal del talónido del m3 curvado levemente en dirección labial (atenuado con el desgaste) similar a la condición observada en algunos Toxodontidae.

## MORPHIPPUS IMBRICATUS Ameghino, 1897

**Lectotipo:** MACN A 52-76 (fragmento mandibular con i1-m3 derechos e i1-c izquierdos).

**Especímenes incluidos:** MACN A 52-78 (m1-2 izquierdos), MACN A 52-86 (fragmento mandibular con p4-m1 izquierdos), MPEF PV 5745 (porción de hemimandíbula izquierda con m1 [roto]-m3 y parte de la rama ascendente), FMNH P 13378 (porción mandibular con i1-m3 izquierdos e i1-p3 derechos) y FMNH P 13411 (mandíbula completa con toda la dentición, excepto p1-2 derechos y p2-4 izquierdos).

**Procedencia geográfica:** MACN A 52-76 proviene de La Flecha, Santa Cruz, Argentina. FMNH P 13378 proviene de Pico Truncado, Santa Cruz, Argentina, y FMNH P 13411 proviene de Cabeza Blanca, Chubut, Argentina. Sin datos de procedencia para los otros especímenes.

**Procedencia estratigráfica:** niveles de EM Deseadense de la Formación Sarmiento.

**Diagnosis ampliada**– La especie se reconoce por la siguiente combinación de caracteres: (1) mandíbula más robusta en vista dorsal que en *R. equinus*, (2) menor altura relativa de la rama ascendente en comparación con la de *R. equinus* o *M. fierensis*, por lo que el cóndilo mandibular se ubica en una posición más baja, (3) proceso posterointerno (originado a partir de la cresta coronoides) y fosa mandibular más acentuados que en *R. equinus*, similar a lo observado en *E. pacegnum*, y (4) entolofido del m3 proyectado mesialmente.

### Descripción

Teniendo en cuenta las consideraciones previas, la descripción se verá restringida a la mandíbula y a la dentición inferior. Afortunadamente se cuenta con especímenes en los que se ha preservado casi la totalidad de la mandíbula, y otros que si bien no están completos, conservan toda (o gran parte de) la dentición (Figs. 54 y 55).

### Mandíbula y dentición inferior

En vista lateral la profundidad de la rama horizontal es similar a la de *R. equinus*, siendo su borde ventral algo más curvo. Se distinguen con claridad al menos

dos forámenes mentonianos (a nivel del m2 y del extremo mesial del m1), y los que parecen ser otros tres más, muy juntos a nivel del p1, p2 y p3 (Fig. 54 B). El ángulo mandibular es amplio, más amplio que en *R. equinus*, carente de cualquier proceso o insinuación de un proceso angular, y bien delimitado por una notoria cresta masetérica (Fig. 54). Por el contrario, la rama ascendente se diferencia bastante de la de *R. equinus*. La cresta coronoides, que constituye el borde anterior de la rama ascendente en vista lateral, no es vertical como en *R. equinus* (Fig. 36 A) sino oblicua. Esta cresta remata dorsalmente en el proceso coronoides, levemente dirigido hacia atrás (el extremo distal del proceso está roto por lo tanto no puede apreciarse en su totalidad). (Fig. 54 A).

La altura relativa de la rama ascendente es bastante menor a la de *R. equinus*, por lo que el cóndilo mandibular se ubica en una posición algo más baja. Por su parte, el cóndilo es ancho e integrado a la mandíbula (carece de cuello). Internamente (en vista medial) se puede apreciar una fosa mandibular amplia y bien marcada. En vista dorsal, ubicado por detrás del m3 y originado a partir de la cresta coronoides, se observa el proceso posterointerno (referido así por Bond y Vucetich [1983] y señalado con un asterisco en la figura 54 A), más desarrollado que en *R. equinus* y similar a lo observado en *E. obscurus*. Como se mencionó en la diagnosis, las hemimandíbulas parecen ser más divergentes que en *R. equinus*, similar a lo observado en *E. pacegnum*.

**Dentición**– Los incisivos son fuertemente procumbentes. Es difícil juzgar qué tan procumbentes son en comparación con géneros similares (ej. *Eurygenium* o *Rhynchippus*), ya que el desgaste dificulta mucho esta apreciación. Shockey (1997) mencionó que los caninos en *Morphippus* protruyen lateralmente, haciendo referencia a este rasgo como una diferencia respecto de *E. pacegnum*. Sin embargo, quizás resultaría más conveniente hablar de la posición relativa del canino en comparación con el i3 o el p1. En los especímenes de *M. imbricatus* examinados, el canino es la pieza (de la serie i1-p1) que más sobresale lateralmente en vista dorsal (Fig. 55), mientras que en *R. equinus* o en *E. pacegnum*, el canino está alineado siguiendo la curvatura de la serie (no sobresale lateralmente). Esta posición del canino acentúa la constricción que parece observarse a nivel del p1, más marcada en *Morphippus* que en otros géneros deseadenses. Sin embargo, y a riesgo de ser repetitivo, estas apreciaciones pueden variar mucho de acuerdo al desgaste y a las



Los incisivos crecen en tamaño distalmente, siendo el i3 el de mayor tamaño (Fig. 55). De acuerdo a Loomis (1914) se diferencian de los de *R. equinus* por la ausencia del cingúlido lingual. Sin embargo, sería más correcto definirlo como un cingúlido apenas distinguible, ya que si bien es mucho menos evidente que en *R. equinus*, no se puede hablar de una ausencia total. Ameghino (1897) mencionó la presencia de un surco longitudinal externo en los incisivos. Shockey (1997) retomó este rasgo como otra de las diferencias señaladas entre *M. imbricatus* y *E. pacegnum*. Aquí se considera más apropiado describirlo como una depresión longitudinal sobre la cara labial de los incisivos, más notoria en su base. Sobre la cara lingual presentan la típica cresta o carena longitudinal mencionada para *Eomorphippus* y *Rhynchippus*. El canino es incisiviforme, muy similar al i3 pero de mayor tamaño y con los rasgos más acentuados.

El p1 es comparable en muchos aspectos al canino, aunque ya comienza a diferenciarse un trigónido y un talónido. El punto más elevado de la superficie oclusal del p1 parece corresponder al metalófidio, el cual se conecta mesiolabialmente con un protolófidio en forma de crístida, que a su vez se conecta lingualmente con un paralófidio incipiente. La crístida del protolófidio se proyecta distalmente delimitando un valle o escotadura labial homóloga al hipofléxido de las piezas más distales. El metalófidio a su vez se continúa distalmente a través de un hipolófidio incipiente. El p2 es muy similar al p1, de mayor tamaño y con la curvatura lingual del hipolófidio más marcada. Un cingúlido lingual se observa con claridad conectando el extremo distal del hipolófidio incipiente con el metalófidio, apenas insinuado en el p1 (Fig. 55 A).

El metalófidio del p3 se distingue con claridad, y se une al hipolófidio a través de una conexión delgada en forma de istmo. El hipolófidio (labial) y el entolófidio (lingual) constituyen un único lófidio bien ancho. El cingúlido lingual se identifica claramente, y otro cingúlido (mucho más pequeño) se observa por detrás del entolófidio. Es probable que este cingúlido distolingual corresponda al extremo distal del cingúlido lingual, el cual queda aislado debido al desarrollo del entolófidio. Mesialmente, el paralófidio ya no se advierte como una crístida sino como un lófidio en sentido más estricto, mientras que la crístida originada a partir de este lófidio constituye otro cingúlido a nivel del trigónido (Fig. 55 A).



El p4 es bien molariforme y se diferencia del p3 principalmente por el mayor desarrollo del protolófido y por un talónido más ancho (hipolófido+entolófido). En los especímenes MACN A 52-76 (Fig. 55 C) y FMNH P 13411 (Fig. 55 B), el metalófido se ha conectado con el talónido (entolófido) originando una fosétida trigónido-talónido. Esta fosétida no se observa en el espécimen FMNH P 13378 (Fig. 55 A) debido a que presenta un menor estado de desgaste, y por lo tanto el fléxido no ha devenido aún en una fosétida.

Los molares muestran un trigónido mucho menor que el talónido, como es típico de los Toxodontia. Al igual que en el p4, se distingue claramente un fosétida trigónido-talónido, que en el caso del m3 de FMNH P 13411 y MACN A 52-76, no se ha cerrado y aún persiste el fléxido meta-entolófido a partir del cual se origina la fosétida. Mesialmente respecto del metalófido, entre éste y el paralófido, se observa otro fléxido (fléxido del trigónido) que puede desaparecer con el desgaste y que parece ser más persistente en el m3. Debido a la mecánica masticatoria y a la secuencia de erupción, el m1 es la pieza cuya morfología oclusal se simplifica más rápidamente por el desgaste. Tanto en el m2 como en el m3 se observa un fléxido ento-hipolófido, apenas insinuado en el m2 de especímenes más desgastados como FMNH P 13411 (Fig. 55 B). En individuos con un desgaste no muy avanzado, se puede apreciar que el entolófido constituye un lóbulo que no solo se proyecta lingualmente a partir del hipolófido sino también mesialmente, especialmente notorio en el m3 de MACN A 52-76 (Fig. 55 C). Finalmente, otra característica de la diagnosis muy visible en este espécimen es la curvatura labial del extremo distal del talónido, similar a lo que se observa en algunos Toxodontidae (ej. *Proadinotherium*).

### 5.2.3 - *Eurygenium* Ameghino, 1895

**Especie tipo:** *Eurygenium latirostris* Ameghino, 1895.

**Taxones incluidos:** *E. pacegnum* Shockey, 1997. La especie *E. normalis* Ameghino, 1897 está representada por un único espécimen (MACN A 52-85) el cual corresponde a un fragmento de maxilar con P4-M3 muy desgastado. Sin embargo, no existe consenso acerca de este espécimen. Patterson (1952, catálogo inédito) lo asignó a *Morphippus imbricatus*, sin explicar en base a qué evidencia relacionó este espécimen con otros especímenes de *M. imbricatus*. Shockey (1997) lo consideró aff.

*Rhynchippus*, mientras que Marani y Dozo (2008) mantuvieron la asignación original de Ameghino (1897). En este contexto, el espécimen MACN A 52-85 es aquí considerado como un “*Notohippidae*” indet. ya que, por su desgaste, no es posible corroborar la presencia o ausencia de los caracteres diagnósticos de uno u otro género. En consecuencia, solo se considerarán válidas las especies *E. latirostris* y *E. pacegnum*.

**Distribución geográfica y estratigráfica:** niveles de EM Deseadense (Oligoceno superior) de la Formación Sarmiento, Chubut, Argentina y “estratos de Salla” (Oligoceno superior), Bolivia.

**Diagnosis ampliada**– El género se reconoce por la siguiente combinación de caracteres: (1) raíz anterior de los arcos cigomáticos más expandida lateralmente que en otros géneros deseadenses como *Rhynchippus* o *Mendozahippus*, dando al rostro un aspecto más robusto, (2) constricción palatal a nivel del P1 más marcada que en *Rhynchippus* o *Mendozahippus*, aunque menos que en *Pascualihippus*, (3) forámenes incisivos más pequeños que en *Rhynchippus*, similar a lo observado en *Pascualihippus*, (4) ausencia de diastema, (5) ausencia de cíngulo mesiolingual en premolares superiores, a diferencia de lo observado en *Rhynchippus*, (6) presencia de cíngulo distolingual en premolares superiores, aunque parece desaparecer rápidamente con el desgaste, (7) diámetro mesio-distal en premolares superiores algo menor que el labio-lingual, a diferencia de *Pascualihippus*, *Rhynchippus* y *Eomorphippus*, (8) presencia de cresta intermedia y primera cresta+crochet en los molares, más evidente en *E. latirostris*, aunque susceptible de atenuarse con el desgaste, (9) fosa central abierta lingualmente en el M2, que puede cerrarse en estadios de desgaste muy avanzados, (10) ausencia de foseta posterolabial en molares superiores, (11) foseta distal en el M2 que puede borrarse en estadios de desgaste avanzado, y (12) M3 mucho más pequeño que el M2, de contorno aproximadamente triangular y sin una capa de esmalte que permita identificar con claridad el límite distal de la superficie oclusal (al menos hasta alcanzar estadios de desgaste muy avanzados).

*EURYGENIUM LATIROSTRIS* Ameghino, 1895

**Holotipo:** MACN A 52-70 (fragmento de premaxilar con alvéolos de los incisivos).

**Especímenes incluidos**<sup>2</sup>: MACN A 52-71 (porción anterior del cráneo con P2-M3 izquierdos y P3-M3 derechos), MACN A 52-72 (M2 derecho e izquierdo, M3 derecho y fragmento de m3 derecho), MACN A 52-73 (fragmento de maxilar con P2-3 izquierdos), UNPSJB PV 60 (cráneo muy completo [falta la región occipital y parte del basicráneo] con toda la dentición excepto C-P1 izquierdos) y ACM 3286 (cráneo bastante completo aunque algo deformado y deteriorado, con parte de la dentición). El espécimen FMNH P 13282 (cráneo casi completo [falta arco cigomático izquierdo y gran parte del basicráneo] con P3-M3 derecho en buen estado y P2-M3 izquierdos muy deteriorados) es considerado aquí como *Eurygenium* cf. *E. latirostris*, ya que presenta algunas particularidades que se mencionarán en la descripción.

**Procedencia geográfica**: MACN A 52-71, MACN A 52-72 y FMNH P 13282 provienen de Cabeza Blanca, Chubut, Argentina. Sin datos de procedencia para el resto de los especímenes.

**Procedencia estratigráfica**: niveles de EM Deseadense (Oligoceno superior) de la Formación Sarmiento.

**Diagnosis ampliada**– La especie se distingue por la siguiente combinación de caracteres: (1) rostro de aspecto más robusto que *E. pacegnum*, producto de una expansión lateral más marcada de los arcos cigomáticos a nivel de la raíz anterior, (2) área central de la región frontal algo deprimida, delimitada posteriormente por las crestas frontales, más marcadas que en *R. equinus*, (3) arco premaxilar redondeado, aunque más amplio que en *R. equinus* y *E. pacegnum*, (4) paladar más ancho que en *E. pacegnum*, y (5) capa de cemento en la cara lingual de los incisivos (y restos en la cara lingual de algunos premolares y molares) superiores.

---

<sup>2</sup> Patterson (1952, catálogo inédito) también incluyó al espécimen MACN A 52-75 (trozo de mandíbula con m1-3), el cual no pudo ser localizado en la colección. De acuerdo al autor, el espécimen está identificado con dos etiquetas del propio Ameghino, una que lo refiere a "*Eurygeniops*" *latirostris* y otra que lo refiere a "*Pronesodon robustus*". Al no estar clara la asignación ni los fundamentos de la misma (y al no ser ubicado en la colección), no se puede atribuir el espécimen con certeza a *E. latirostris*. Paralelamente, en la búsqueda de dicho ejemplar, se dió de manera fortuita con un material (fragmento de mandíbula con el m3) identificado como *Eurygenium latirostris*, cuyo número está parcialmente borrado (MACN A 52-...). Este m3 es muy similar al fragmento de m3 del lote de dientes sueltos que conforman el material MACN A 52-72. Sin embargo, dado el carácter sumamente fragmentario de la comparación y la falta de certeza respecto de MACN A 52-75, no será hasta que se encuentre material asociado de cráneo y mandíbula que se podrán resolver estos interrogantes y avanzar sobre la descripción de la dentición inferior de *E. latirostris*.

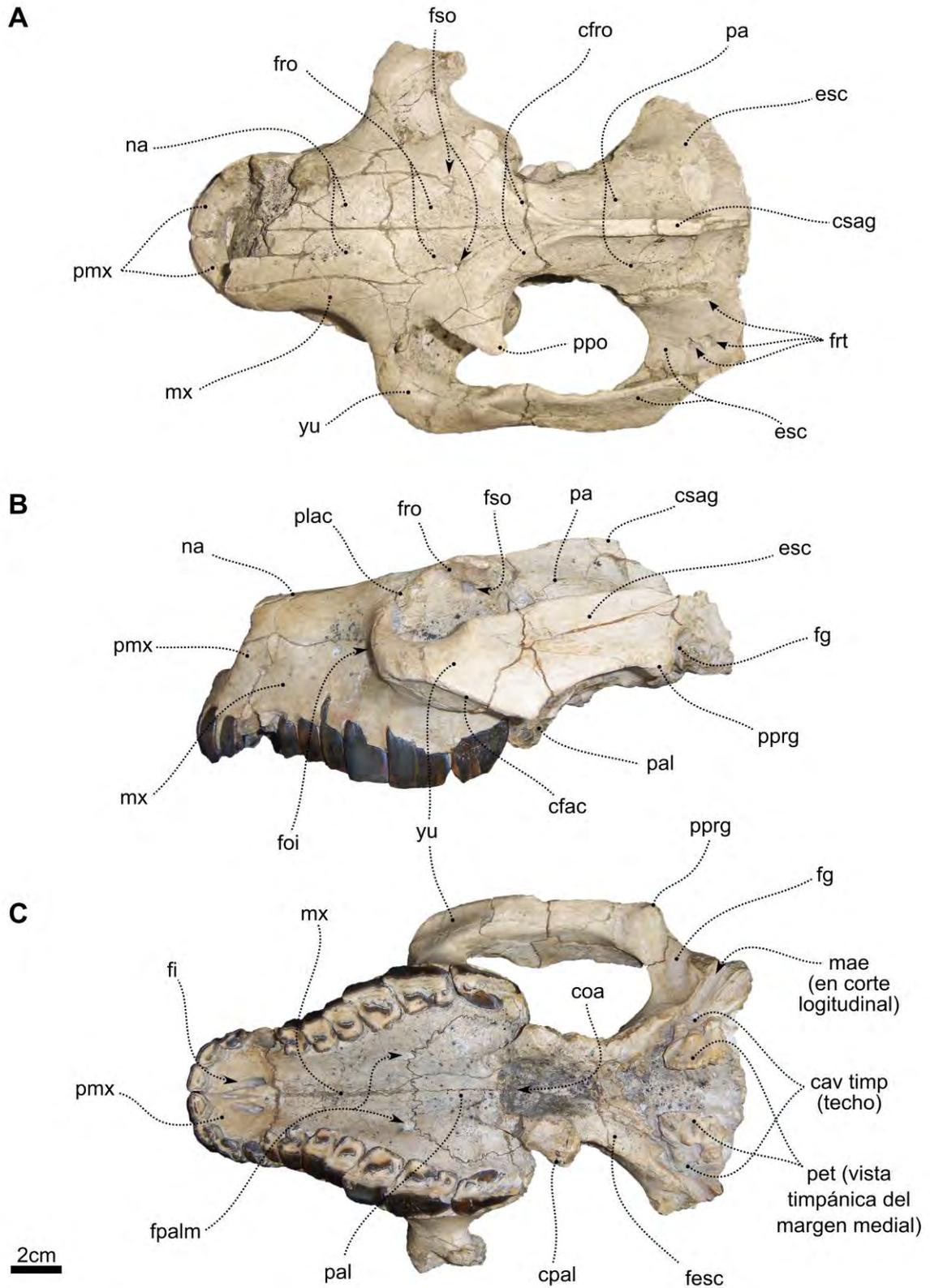
## Descripción

Uno de los cráneos más completos y mejor preservados de la especie es el espécimen UNPSJB PV 60 (Marani y Dozo, 2008). Al igual que en el caso de MPEF PV 695 (*R. equinus*) este material fue sometido a análisis por tomografía, motivo por el cual se hará mayormente referencia a este espécimen (Fig. 56). Lamentablemente no se ha preservado la región basicraneana y occipital, aunque sí se ha preservado parte de ambos petrosos *in situ*.

### Región nasofacial y neurocraneana dorsal

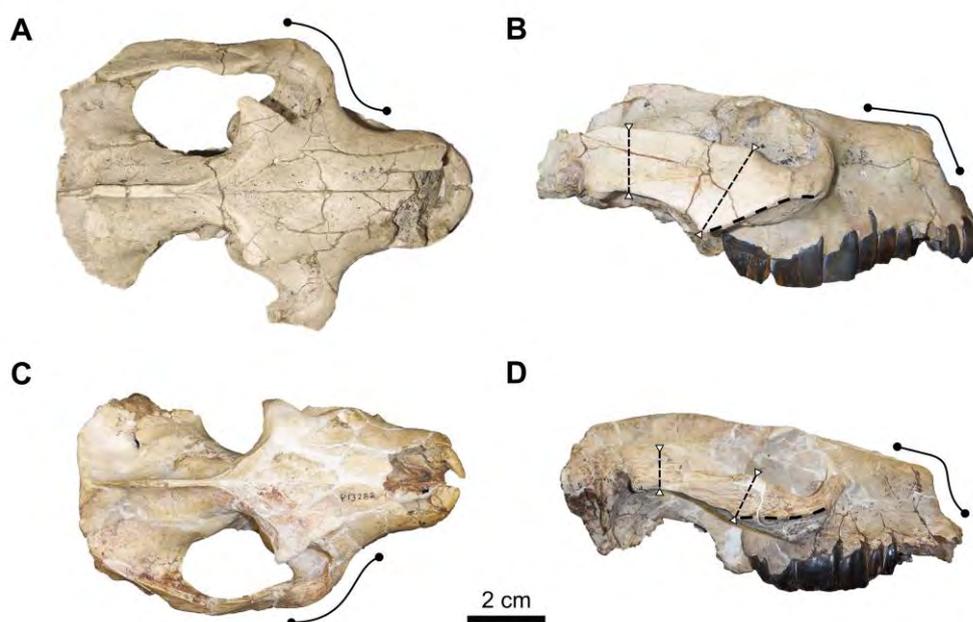
Uno de los aspectos más diferenciales de *E. latirostris* respecto del resto de los “Notohippidae” conocidos es el marcado ensanchamiento que presenta a nivel del extremo anterior de los arcos cigomáticos. Esta característica, sumada a la mayor amplitud del arco premaxilar y el morro más corto en relación al largo total del cráneo, le otorgan un aspecto muy robusto y bien diferente al de las especies descritas hasta el momento (Fig. 56 A). A diferencia de *R. equinus*, el margen anterior de la rama ascendente del premaxilar es casi recto, y menos desplazado hacia atrás.

Es oportuno mencionar en esta instancia algunas de las particularidades que presenta el espécimen FMNH P 13282 (aquí considerado *Eurygenium* cf. *E. latirostris*). Desde el punto de vista de la morfología oclusal (ver más adelante), resulta idéntica (al menos a nivel de las piezas que conservadas) a la dentición de *E. latirostris*. Sin embargo, presenta un tamaño algo menor, un ensanchamiento menos marcado a nivel de la raíz anterior de los arcos cigomáticos, un menor desarrollo dorsoventral de estos últimos, una cresta facial menos marcada, y el borde anterior de la rama ascendente de los premaxilares con una suave curvatura. Todas estas características le otorgan un aspecto levemente más esbelto tanto en vista lateral como en vista dorsal en comparación con el espécimen UNPSJB PV 60 (Fig. 57).



**Fig. 56:** cráneo de *Eurygenium latirostris* (UNPSJB PV 60) en vista dorsal (A), lateral (B) y ventral (C).

El material FMNH PV 13282 fue referido por Radinsky (1981) a *Morphippus imbricatus*, aunque posteriormente Marani y Dozo (2008) lo asignaron a *Eurygenium*, quedando pendiente su asignación específica. En base a su morfología oclusal (indistinguible respecto de la de *E. latirostris*), se considera aquí que el espécimen es consistente con la diagnosis del género y de la especie, a pesar de las diferencias mencionadas. Tratándose de un espécimen adulto, tales diferencias podrían atribuirse a dimorfismo sexual. Lamentablemente, cualquier abordaje morfométrico al respecto queda fuera de alcance por la imposibilidad de contar con una muestra de cráneos que otorgue un respaldo estadístico. Por esta razón, la asignación de FMNH P 13282 a *E. latirostris* se realiza de manera tentativa.



**Fig. 57:** comparación de los especímenes UNPSJB PV 60 (*Eurygenium latirostris*) (A y B) y FMNH P 13282 (*Eurygenium cf. E. latirostris*) (C y D).

Los nasales son anchos y cortos, consistente con la ya mencionada robustez general del morro. Su extremo anterior contacta ampliamente con el extremo dorsal de los procesos ascendentes del premaxilar. Posteriormente, y a diferencia de *Rhynchippus*, la sutura naso-frontal no muestra la típica forma de “W” ya que los frontales carecen de procesos nasales que se introduzca en forma de cuña entre estos elementos. El margen lateral de los nasales es apenas curvo, registrándose su ancho mínimo aproximadamente a nivel del extremo mesial del M1. Los frontales son muy

cortos, restringidos casi exclusivamente al techo del cráneo a nivel de las órbitas. Los procesos postorbitales son grandes, bien triangulares, suavemente curvados hacia atrás y fuertemente acentuados por una marcada constricción postorbital. Hacia la base de los procesos se observan claramente los forámenes supraorbitales, grandes y de sección circular. Las crestas frontales son más evidentes que en *Rhynchippus* y confluyen en la cresta sagital, muy desarrollada (Fig. 56 A).

Posteriormente, el techo y la región dorsal de las paredes del neurocráneo están constituidos por los parietales, limitados anteriormente por los frontales (y probablemente por el aliesfenoides a nivel de la fosa temporal), y lateralmente por el escamoso. Los contactos con estos elementos presentan suturas bien marcadas, irregulares y con un fuerte relieve que permite incluso percibir las al tacto (Fig. 56). El extremo posterior (y su contacto con el occipital) no puede observarse en el espécimen UNPSJB PV 60. Sin embargo, sí se ha preservado parcialmente en el espécimen FMNH P13282 (*Eurygenium* cf. *E. latirostris*), en el que la cresta sagital remata en la cresta nugal, la cual parece no proyectarse posteriormente como sí ocurre en *Rhynchippus*. Por debajo de los parietales, las paredes de la cavidad craneana se continúan a través de la porción expandida del escamoso. Por su parte, los procesos cigomáticos de los escamosos contribuyen ampliamente a la porción posterior de los arcos cigomáticos. Como se mencionó, son fuertemente comprimidos y de gran desarrollo dorsoventral en el espécimen UNPSJB PV 60, principalmente a nivel del extremo posterior de la órbita. Esta característica es mucho menos marcada en el espécimen FMNH P13282 (Fig. 56 B y 57).

Siendo una condición generalizada para los Notoungulata la fosa glenoidea es de amplio desarrollo transversal y se ubica muy por encima del plano del paladar (Fig. 56 B y C). Está precedida por un notorio proceso preglenoideo (sobre el margen ventral del arco cigomático) y posteriormente limitada por el proceso postglenoideo, este último solo preservado en el espécimen FMNH P13282. El borde dorsal de los arcos cigomáticos constituye una cresta que se continúa posteriormente con la cresta nugal (Figs. 56 y 57). A nivel de la base de los procesos cigomáticos del escamoso, se distinguen al menos tres forámenes vasculares asociados a la irrigación de la región temporal, probablemente conectados internamente con el seno venoso temporal (Fig. 56 A). Estos forámenes se identifican tanto en el espécimen UNPSJB PV 60 como en FMNH P13282.

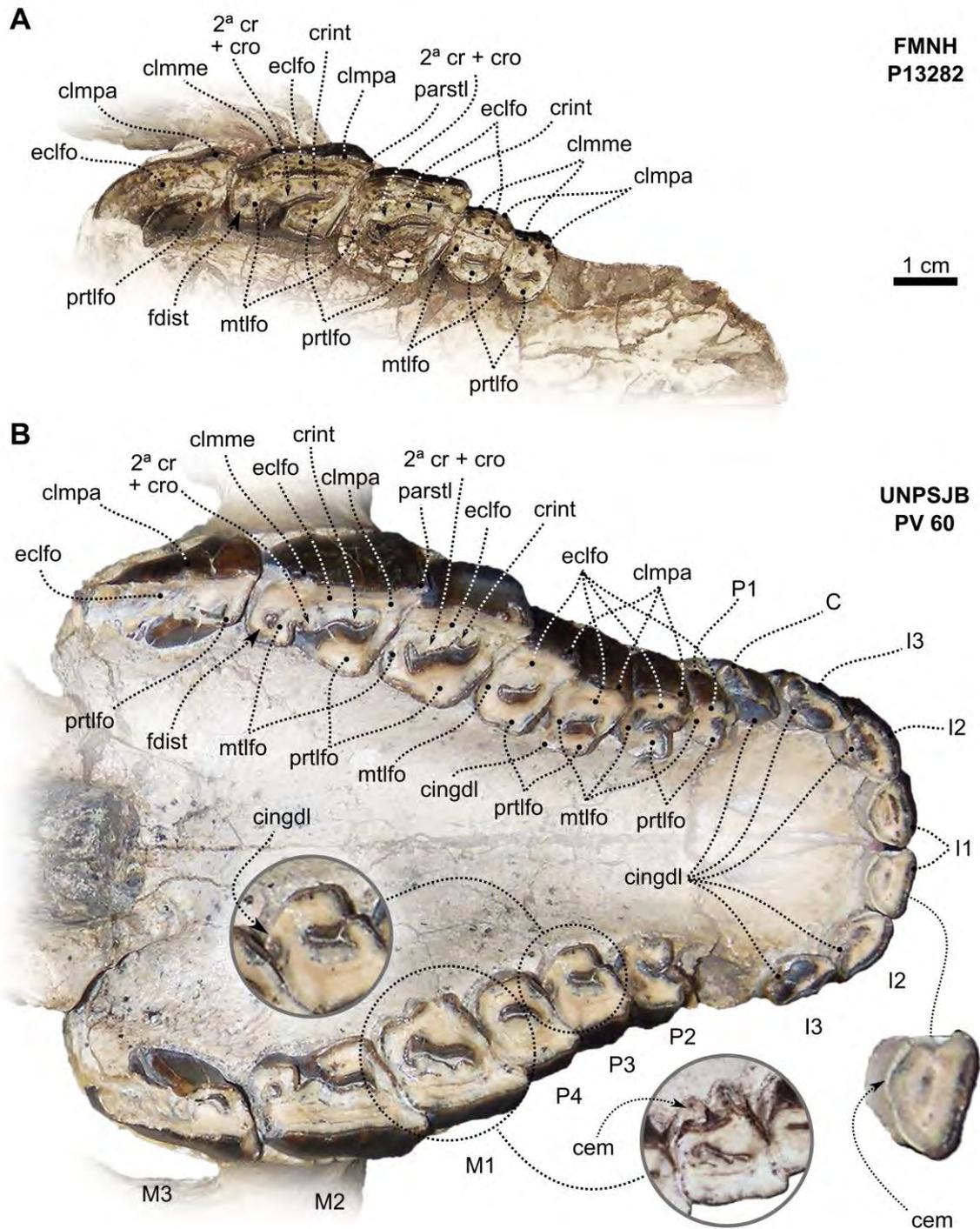
## Región palatal y dentición superior

El paladar es de base muy amplia, proporcionalmente más ancho que en cualquiera de los “*Notohippidae*” mencionados hasta ahora. Los forámenes incisivos son proporcionalmente mucho más pequeños que en *Rhynchippus*, y se ubican justo por delante de la sutura premaxilo-maxilar. Esta sutura se distingue con total claridad a nivel de los alvéolos del canino (Fig. 56 C). Posteriormente, justo por delante de la sutura maxilo-palatina y a nivel del extremo mesial del M2, se distinguen los forámenes palatinos mayores (apertura anterior de los canales palatinos posteriores). La apertura posterior de estos canales (forámenes palatinos posteriores) no se alcanza a distinguir sobre la pared o piso de la órbita, aunque probablemente debido a problemas de preservación y a la presencia de sedimento muy consolidado.

**Dentición**– Los incisivos son aproximadamente isodiamétricos, siendo el diámetro mesio-distal del I2 apenas mayor. Están contenidos dentro del arco premaxilar, el cual es en forma de “U” bien amplia (Fig. 58). El I1 e I2 muestran una notoria capa de cemento sobre su cara lingual, aunque mucho más delgada que la que se describirá para los “*Notohippidae*” más derivados. En el I2 e I3 se observa un cingulo distolingual (especialmente en el I3), el cual probablemente también haya estado presente en el I1 en estadios de menor desgaste. El canino es muy similar al I3, con el cingulo distolingual aún más marcado. Siguiendo el patrón general y debido a la mecánica masticatoria, la morfología de la corona de los incisivos 1 y 2 se simplifica más rápidamente (debido al desgaste) que en el I3 y el canino.

Los premolares crecen en tamaño mesiodistalmente, siendo el P1 claramente el más pequeño. En vista oclusal presenta un contorno irregular y un diámetro mesio-distal aproximadamente similar al labio-lingual. El resto de los premolares son más cuadrangulares, y su diámetro mesio-distal es mucho menor que el labio-lingual. El valle central está abierto mesiolingualmente (protolofos incompletos), salvo en el P4, en el cual el desgaste ha conectado el protolofos y el paralofos. Marani y Dozo (2008) lo describieron como protolofos ausentes en el P1 y P2, protolofos insinuados en el P3, y presencia de protolofos en el P4, haciendo referencia a la misma condición del valle central. El P1 y el P2 muestran un parastilo marcado, apenas insinuado en el P3 y P4. En el P3 se observa con claridad un cingulo distolingual (Fig. 58 B) que por su

ubicación (bien alto en la corona), es posible que se borre en estadios más avanzados de desgaste, como en el caso de FMNH P13282 (Fig. 58 A). Tanto en los premolares como en los molares, el paralofio y el metalofio constituyen un ancho ectolofio. Sobre la cara labial se distinguen dos suaves ondulaciones correspondientes a la columna del paracono (mesial) y a la columna del metacono (distal).



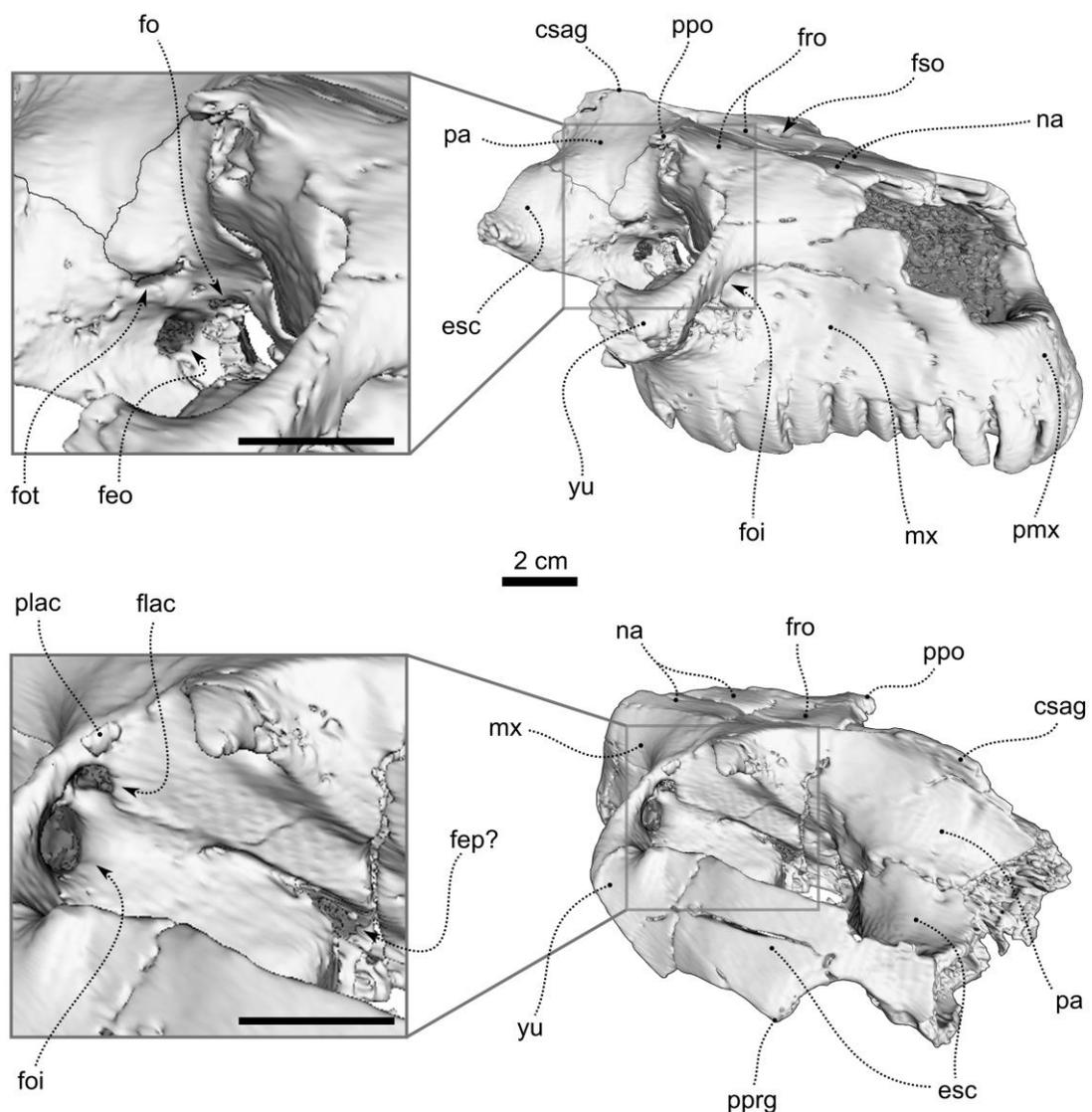
**Fig. 58:** paladar y detalle de la dentición superior de *Eurygenium latirostris*.

Los molares son notoriamente más grandes que el P4. El M1 es el de mayor diámetro labio-lingual, producto de un ancho ectolofa y un protolofa fuertemente desarrollado. La superficie labial es bastante plana, siendo casi imperceptibles las ondulaciones correspondientes a la columna del paracono y del metacono. Como lo mencionan Marani y Dozo (2008), se observan rastros de lo que parece ser una delgada capa de cemento sobre la superficie lingual del M1 (figura 3 en Marani y Dozo [2008] y figura 58 B de esta tesis). El M2 es el de mayor diámetro mesio-distal, principalmente por la presencia de un metalofa más abultado en el que se distingue con claridad una foseta distal, derivada de lo que probablemente haya sido un fuerte cingulo distal en estadios de desgaste menos avanzado (Fig. 58). A diferencia del M1, la fosa central del M2 está abierta lingualmente, y en base a la profundidad de la hendidura protocono-hipocono, es probable que haya permanecido abierta aún en estadios avanzados de desgaste. Esta apertura de la fosa se explica en parte por la extensión mesiodistal del M2 y la consecuente separación entre el protocono y el hipocono, mucho mayor que en cualquier otro diente. Tanto en el M1 como en el M2, se observan dos abultamientos linguales del ectolofa correspondientes a la cresta intermedia y segunda cresta (probablemente+crochet), similar (aunque menos marcadas) a las crestas de *Rhynchippus equinus*. El M3 en cambio muestra un protolofa menos desarrollado, y si bien parece haber un hipolofa incipiente, lo cierto es que no se evidencia un lofa transversal (metalofa) que limite distalmente la fosa central (Fig. 58). Como se mencionó en la diagnosis del género, carece de una capa distal de esmalte que permita identificar el límite de la superficie oclusal.

### Región orbitotemporal

La descripción de esta región está basada en el espécimen UNPSJB PV 60. Las órbitas son bastante circulares y abiertas posteriormente, aunque en el caso de *E. latirostris*, su tamaño relativo parece ser algo menor. A diferencia de las especies mencionadas previamente, se observa un notorio proceso lacrimal a nivel del extremo anterior de la circunferencia de la órbita. Si bien sus límites no son claros, no se observa exposición facial del hueso lacrimal. Dentro de la cavidad de la órbita, en el extremo anterior, se observa la apertura del corto y amplio canal infraorbital, y dorsalmente, el foramen lacrimal (Fig. 59). No se distinguen con claridad los

forámenes asociados a la base de la cavidad de la órbita, aunque se observa una región muy deteriorada, de muy poco espesor, en la que probablemente se haya ubicado el foramen esfenopalatino. La apertura posterior de los canales palatinos no se visualiza debido al poco contraste del sedimento que ha rellenado de manera compacta la cavidad nasal, región etmoidal y coanas (Fig. 59). Lamentablemente, no se perciben los límites de los elementos que constituyen el piso y la región anterior de la pared de la cavidad orbitaria (palatino, maxilar y frontal). Dorsalmente, próximo a la base del proceso postorbital, se distingue la apertura del canal supraorbital, grande y de sección circular (Fig. 56).

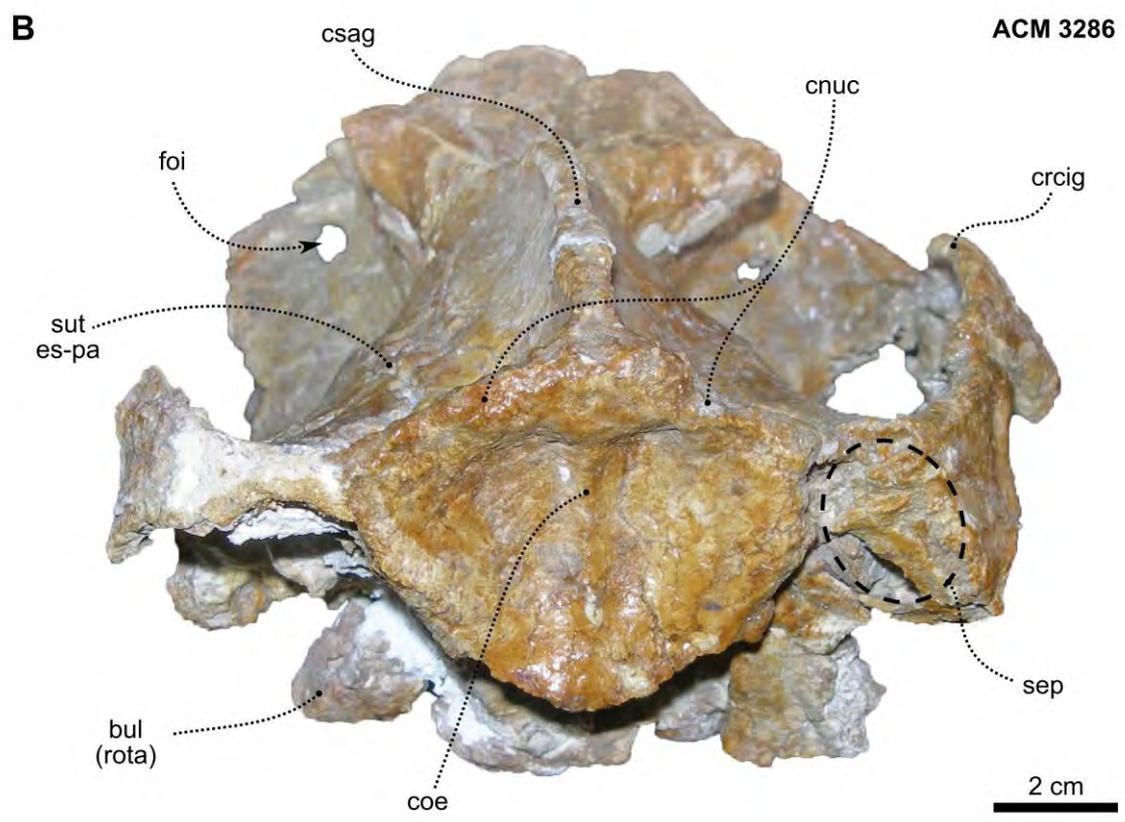
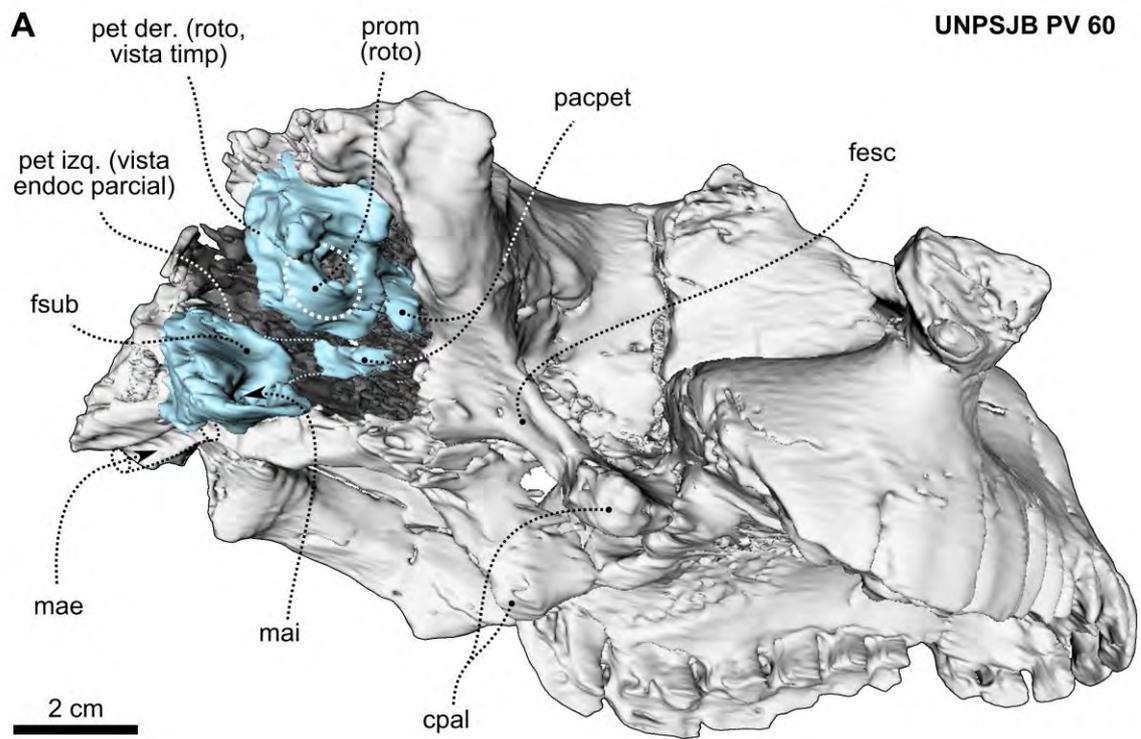


**Fig. 59:** reconstrucción 3D de *Eurygenium latirostris* (UNPSJB PV 60) y detalle de la región posterior (arriba) y anterior (abajo) de la órbita.

Tampoco pueden distinguirse los elementos del complejo esfenoidal que contribuyen al fondo de la cavidad de la órbita y a la región posterior de la pared, aunque sí se reconocen los forámenes característicos de esta zona. Si bien el sedimento dificulta su observación a ojo desnudo, su remoción digital ha permitido identificarlos. En la parte posterior y más profunda se observa la fisura esfenorbital, grande y de sección circular. Anterodorsalmente se observa el foramen óptico, y dorsalmente respecto de la fisura esfenorbital, se distingue el foramen orbitotemporal (Fig. 59). La posición relativa, tamaño y orientación de estas perforaciones son muy similares a lo observado en las especies ya mencionadas en las cuales se han podido describir estas estructuras.

### Basicráneo y región auditiva

El basicráneo y la región auditiva se han preservado solo parcialmente tanto en el espécimen UNPSJB PV 60 como en FMNH P13282 (*Eurygenium* cf. *E. latirostris*). A nivel de las coanas y proyectándose posteroventralmente a partir de sus paredes laterales, se observan dos procesos robustos, correspondientes a las proyecciones del pterigoides y del palatino más el aliesfenoides. Lamentablemente no se distinguen las suturas, y resulta imposible determinar con precisión los límites de cada elemento. Sin embargo, en base a lo observado en *R. equinus* y considerando los argumentos de Billet *et al.* (2008), es muy probable que la porción conservada tanto en UNPSJB PV 60 como en FMNH P13282 corresponda a la cresta palatina (o ectopterigoidea, más robusta que en otros “Notohippidae” y en forma de proceso), mientras que el desarrollo de la cresta pterigoidea (o entopterigoidea) no se puede precisar (Figs. 56 A y 60). Por detrás de la cresta palatina se distingue con claridad la fosa escafoidea. Siguiendo las interpretaciones previas, es probable que represente el sitio de origen del músculo tensor del velo del paladar, aunque la inferencia respecto del recorrido del tendón asociado a este músculo (y de su inserción en el paladar en forma de aponeurosis) es más dificultosa debido al deterioro de la región. Tanto los elementos que contribuyen al techo de las coanas como el resto del basicráneo faltan por completo o están sumamente deteriorados en ambos especímenes.



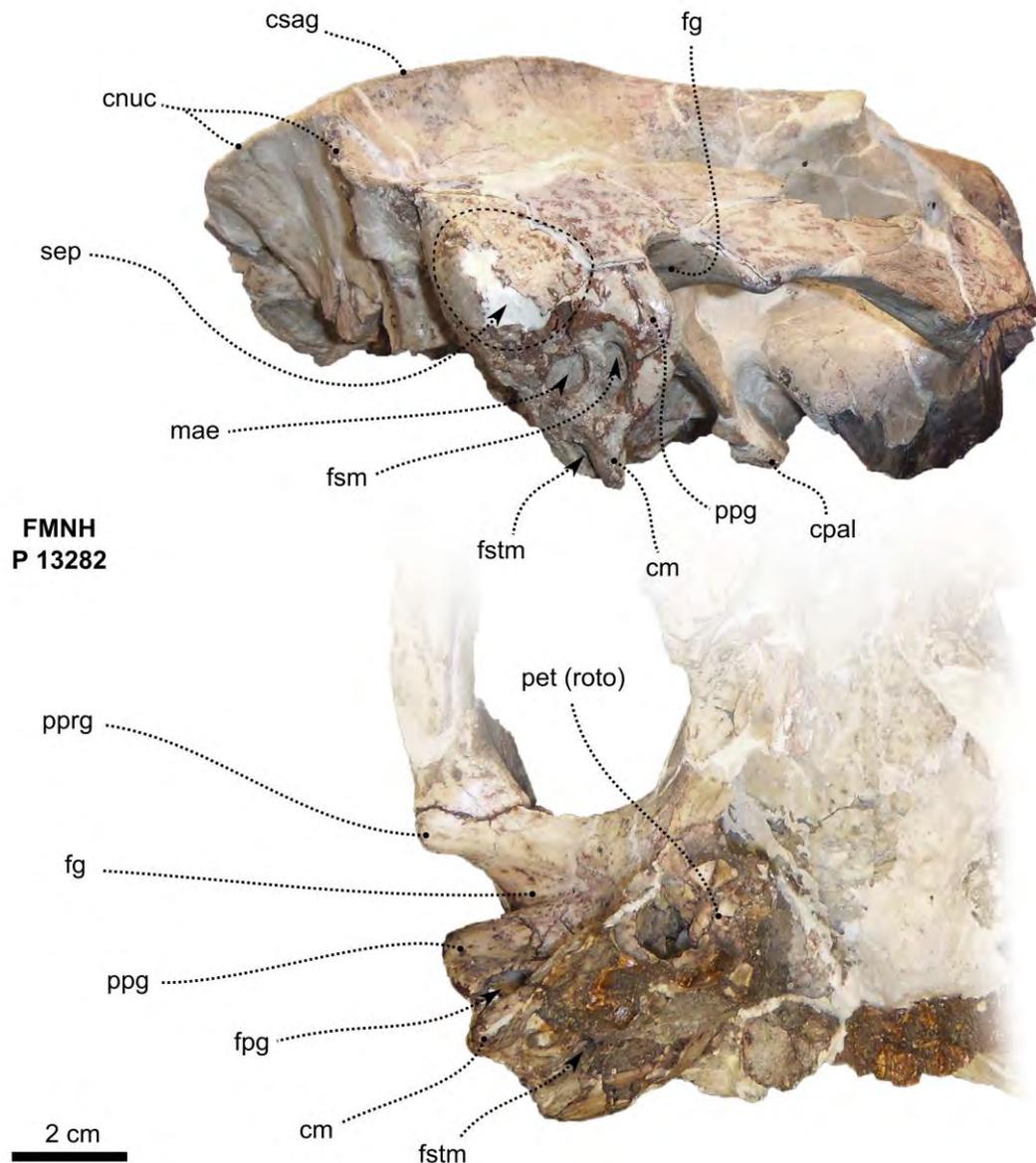
**Fig. 60:** región basicraneana y occipital de *Eurygenium latirostris*. Reconstrucción 3D (UNPSJB PV 60) en la que se observan ambos petrosos expuestos (celeste) (A) y vista posterodorsal de ACM 3286 (B). Fotografía M.T Dozo.

Las bulas también faltan en ambos especímenes, de manera tal que nada puede decirse respecto de su morfología externa o interna. Sin embargo, producto de la ausencia del timpánico en el espécimen UNPSJB PV 60, se puede apreciar parte del techo de la cavidad timpánica. A pesar del deterioro, su posición está indicada tanto por la exposición de la superficie timpánica del petroso (que constituye invariablemente el techo de la cavidad timpánica) como por el “canal” en el escamoso correspondiente al meato tubular osificado en corte (Figs. 56 y 60). El meato tubular osificado desemboca en la región dorsal de la cavidad timpánica, aunque debido al deterioro del material, no se puede determinar si protruye o no dentro de la misma. Los senos epítimpánicos (preservados parcialmente en el espécimen UNPSJB PV 60 y completamente en FMNH P13282) no presentan particularidades y responden, en cuanto a ubicación y desarrollo, a lo esperado para un toxodonte y mencionado para los “Notohippidae” ya descritos. La observación de los *slices* a nivel de esa región permite apreciar su conexión con la cavidad timpánica a través del *aditus* o *foramen pneumaticum*.

Por el deterioro que presentan ambos especímenes a nivel de la bula y regiones periféricas, no es posible describir la salida de la rama mandibular del nervio trigémino (V3) y nervios del canal pterigoideo, como así tampoco la salida de la *chorda tympani* ni la presencia y ubicación del foramen yugular. En cambio, se puede apreciar con claridad el foramen postglenoideo en el espécimen FMNH P13282 (*Eurygenium* cf. *E. latirostris*). Se ubica por detrás del proceso postglenoideo, entre éste y la cresta meatal (Fig. 61). Si bien este foramen no se puede observar en el material tomografiado (no se han preservado restos del timpánico), sí se observa parte del canal postglenoideo en los *slices* correspondientes, conectado intracranalmente con el seno venoso temporal.

Tampoco puede observarse en este espécimen el mae, aunque como se mencionó (debido a la ausencia del timpánico), sí se aprecia el surco correspondiente al meato tubular osificado (Figs. 56 C y 60). En el espécimen FMNH P13282 (Fig. 61), el mae se distingue claramente. Es de sección circular, y por delante, entre éste y el proceso postglenoideo, se observa el foramen suprameatal. Su posición relativa difiere de lo observado en *Rhynchippus*, en el que se ubica dorsalmente respecto del mae. Tanto la morfología del proceso postglenoideo (muy desarrollado) como de la cresta meatal (con forma de cresta en sentido estricto) recuerdan más a lo observado

en *Puelia* (Fig. 19) que en los géneros deseadenses *Rhynchippus* o *Mendozahippus* (ver más adelante). Por detrás de la cresta meatal se observa lo que parece ser el foramen estilomastoideo, aunque el deterioro en esa región impide identificarlo con claridad (Fig. 61).



**Fig. 61:** vista posterolateral (arriba) y ventral (abajo) de la región auditiva de FMNH P13282 (*Eurygenium* cf. *E. latirostris*).

Finalmente se hará una breve mención al petroso, que por la ausencia de tímpanico y la remoción (a partir de la serie tomográfica) de parte del sedimento, expone parcialmente su superficie ventrolateral y dorsomedial (Fig. 60). En vista

timpánica (ventrolateral), solo es posible distinguir una porción del promontorio (que parece ser abultado y de contorno elíptico). Lamentablemente están deteriorados los sectores más informativos desde el punto de vista morfológico, esto es, la región en la que se deberían encontrar las fenestras vestibular y coclear, y aquella correspondiente al canal facial y fosas asociadas (estapedial y postpromontorial).

En vista endocraneana (dorsomedial), la fosa subarcuata se muestra amplia y poco profunda, similar a lo mencionado para *Rhynchippus*. No se distingue una cresta muy marcada que separe la fosa subarcuata del mai, mientras que la comisura prefacial no puede describirse debido al deterioro del espécimen en esa región. Si bien no se observa una cresta petrosa muy marcada, sí se observan restos que probablemente corresponden a la osificación tentorial originada a partir de la cresta petrosa, similar a lo descrito para *Rhynchippus* y *Mendozahippus* (ver más adelante). Estos restos están incluidos en el sedimento que rellena el espacio endocraneano, por lo que solo se pudieron observar en los *slices* y en el modelo generado a partir de los ellos (Fig. 60). Por su parte, el mai parece haber sido dañado durante la preparación, habiéndose perdido el tabique (cresta transversa) que separa la salida del nervio vestibulococlear (foramen acústico inferior) de la salida del nervio facial (foramen acústico superior).

#### Región occipital (occipucio)

Solo se ha preservado parte de la región occipital en los especímenes más completos de *E. latirostris*. Particularmente, aquellos que brindan más información al respecto son el ya mencionado espécimen FMNH P 13282 (*Eurygenium* cf. *E. latirostris*) y ACM 3286, un cráneo con el morro y el paladar muy deteriorados pero que conserva parte del complejo occipital (Figs. 60 B y 61). Ambos materiales permiten observar el encuentro de la cresta sagital con la cresta nugal, esta última moderadamente desarrollada y menos proyectada caudalmente que en *Rhynchippus* y *Mendozahippus* (ver más adelante). Al igual que lo mencionado para estos géneros (y que parece ser una característica generalizada dentro de los “Notohippidae”), la cresta nugal se continúa lateralmente con la cresta dorsal de los arcos cigomáticos.

Por el contrario, y a diferencia de ellos, se distingue una sutil cresta occipital externa que delimita dos depresiones, una a cada lado de la misma (Fig. 60 B).

El extremo posterior del timpánico, la eventual exposición occipital del petroso y los elementos que constituyen los márgenes del foramen magnum y los cóndilos occipitales están muy rotos o faltan por completo. Esto imposibilita no solo su descripción sino también la identificación de los forámenes pares a nivel de la constricción occipital. Además del supraoccipital, solo se ha preservado parte del extremo caudal del escamoso derecho, expandido y muy pneumatizado (lo cual explica su fragilidad y pobre preservación), constituyendo la teca epitimpánica (Figs. 60 B y 61).

*EURYGENIUM PACEGNUM* Shockey, 1997

**Holotipo:** MNHN Bol V 003643 (rostro con dentición superior completa, muy deteriorado dorsalmente).

**Especímenes incluidos:** MNHN Bol 003644 (esqueleto muy completo), MNHN Bol 003645 (mandíbula con dentición inferior completa), MNHN Bol 003646 (dp4-m1 izquierdos, M1 y fragmento de premaxilar con I1-2), UF 90981 (fragmento de premaxilar y maxilar con P3-M3 derechos), UF 90996 (M2 derecho), UF 137883 (M1-3 izquierdos), UF 137884 (M1-3 izquierdos), UF 137887 (P2-M3 derechos y porción posterior del cráneo muy deteriorado), UF 146398 (P3-4 derechos), UF 146399 (P4-M2 derechos), UF 146400 (I1-2, P1-M1 derechos e I1-2, P1-4 izquierdos), UF 149209 (mandíbula con dentición casi completa), UF 149210 (P4-M2 izquierdos), UF 149212 (mandíbula con p4-m3 izquierdos y m1-3 derechos), UF 149216 (cráneo incompleto juvenil con dC, dP1-4 y M1 derechos e izquierdos), UF 149217 (dP3-4 y M1 derechos), UF 20696 (paladar y fragmento mandibular con dentición muy deteriorada), UF 20699 (P4-M3 izquierdos), UF 21928 (I2-M1 derechos y C-P3 izquierdos), UF 21929 (sínfisis y rama mandibular derecha con i1-3 izquierdos e i1-m3 derechos), UF 21934 (sínfisis y rama mandibular derecha incompleta con i1-m1 derechos e i1-p2 izquierdos), UF 22103 (P2-M3 izquierdos), UF 22105 (P4-M3 derechos), UF 22106 (P3-M3 derechos), UF 22107 (I1-M2) y UF 22136 (M2-3 izquierdos). Shockey (1997) también incluyó al espécimen YPM PU 20680 (fragmento de hemimandíbula con m2-3 y región anterior del cráneo bien preservado y con la dentición completa). Sin

embargo, aquí es considerado como *Eurygenium* cf. *E. pacegnum* por presentar una serie de particularidades morfológicas que no se corroboran en otros especímenes (ver más adelante).

**Procedencia geográfica:** Salla, Bolivia.

**Procedencia estratigráfica:** Unidad 1 y Niveles Blancos Superiores (Unidad 6) de los “estratos de Salla” (*Salla Beds*), Deseadense (Oligoceno superior) (Shockey, 1997).

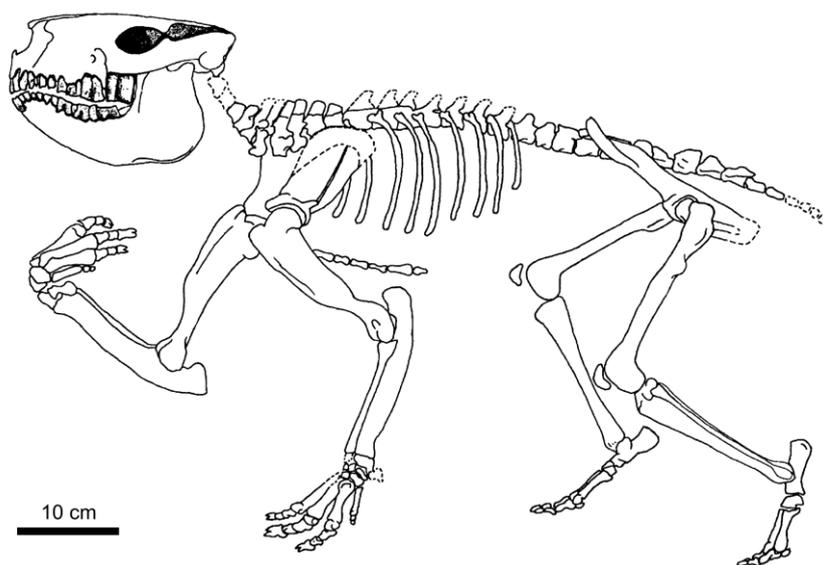
**Diagnosis ampliada**– La especie se distingue por la siguiente combinación de caracteres: (1) rostro de aspecto más robusto que en *R. equinus* producto de una expansión lateral acentuada de los arcos cigomáticos a nivel de la raíz anterior, aunque menos marcado que en *E. latirostris*, (2) arco premaxilar redondeado, más angosto que en *E. latirostris* (3) paladar más angosto que en *E. latirostris*, (4) restos de cemento en la cara lingual de los molares, similar a lo mencionado para *E. latirostris*, (5) cingulo lingual en incisivos inferiores, a diferencia de lo observado en *M. imbricatus*, (6) ausencia de fosétida del entolofido, similar a lo observado en *M. imbricatus* y diferente de *R. equinus*, y (7) manos tetradáctilas y con el trocánter en posición más proximal, a diferencia de *R. equinus*.

Shockey (1997) mencionó también el gran desarrollo del protolofio del M2, el cual le otorga al diente un aspecto oblicuo distintivo. Sin embargo, esta característica es especialmente notoria en el holotipo pero no tan evidente en otros especímenes del hipodigma, por lo cual se ha preferido no incluirla en la diagnosis.

## Descripción

A pesar de tratarse de uno de los taxones más conocidos en términos de porcentaje de su esqueleto representado por el material fósil (Fig. 62), el material craneano está mayormente restringido a la porción anterior (morro y región palatal) y a la mandíbula. Si bien hay especímenes en los que se ha conservado parcialmente la porción posterior del cráneo, su pobre preservación impide una descripción detallada del oído y del basicráneo en general. Por tal motivo, la descripción se verá acotada a las porciones craneanas mejor preservadas, mientras que la descripción del basicráneo estará supeditada a un eventual incremento del registro fósil a partir del trabajo que lleva adelante desde hace tiempo en Salla y localidades deseadenses

aledañas (Shockey, comunicación personal). Por su parte, el material postcraneano ha sido descrito por Shockey (1997) y Shockey y Anaya (2008).

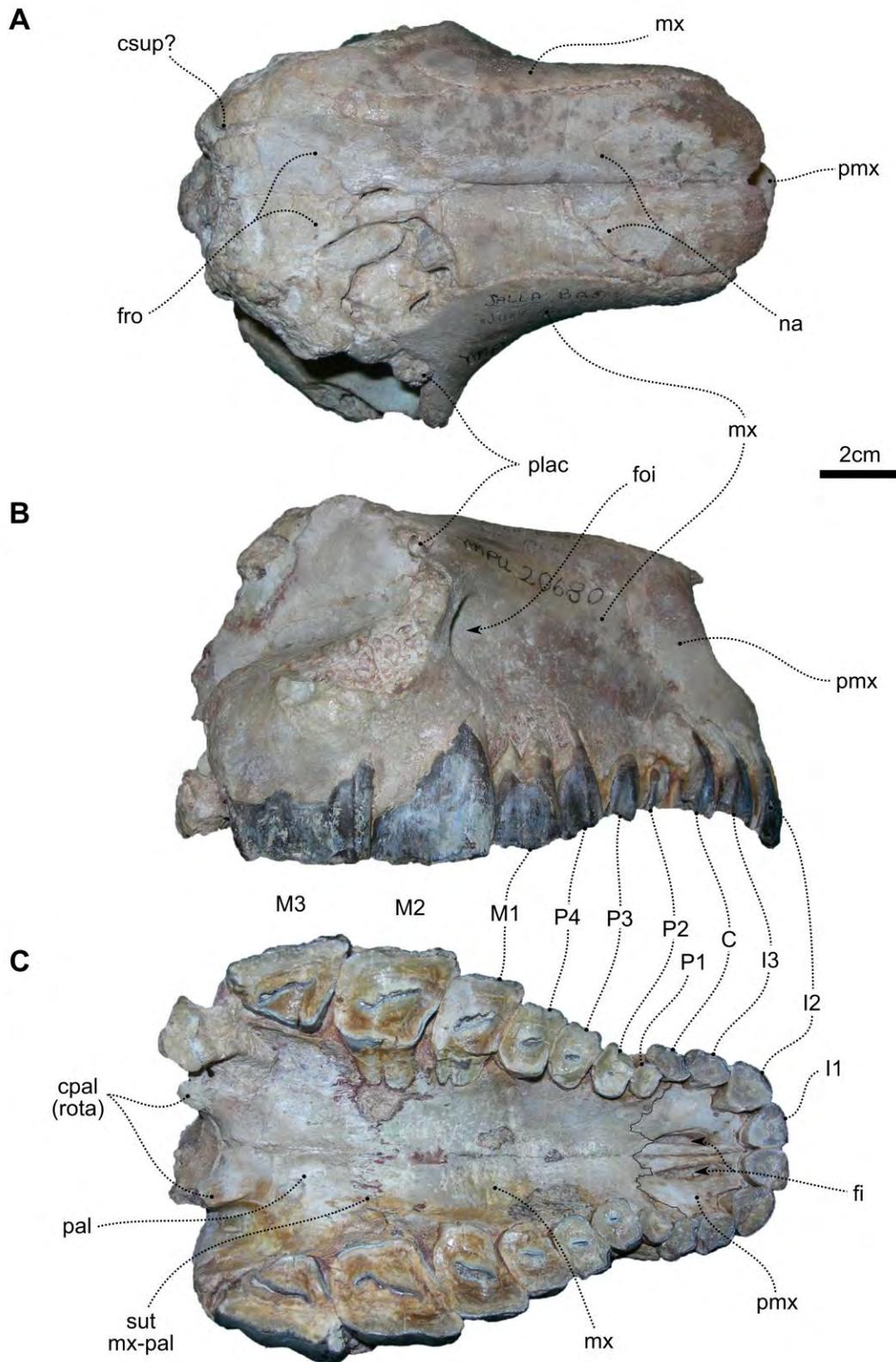


**Fig. 62:** reconstrucción del esqueleto de *Eurygenium pacegnum* en base a MNHN Bol V 003644 (postcráneo), MNHN Bol V 003643, UF 137887, PU 20680 (cráneo), y MNHN Bol V 003645 (mandíbula). Tomado de Shockey (1997).

### Región nasofacial

Como se mencionó en la diagnosis, el rostro es más robusto que las especies del género *Rhynchippus* pero menos que *E. latirostris*, ya que si bien el cráneo se ensancha a nivel de los arcos cigomáticos, este ensanchamiento es moderadamente acentuado. En el espécimen YPM PU 20680 (*Eurygenium* cf. *E. pacegnum*), los procesos nasales de los premaxilares contactan los extremos anteriores de los nasales, similar a lo observado en *E. latirostris*. Los nasales son anchos y cortos en comparación con lo observado en *Rhynchippus* o *Mendozahippus* (ver más adelante), otra característica propia del género. Al igual que en *E. latirostris*, contactan ampliamente con los procesos nasales del premaxilar (e incluso se extienden por delante de estos), algo que no se observa en el holotipo (muy deteriorado dorsalmente) (Fig. 63 A). Posteriormente, el recorrido de la sutura naso-frontal difiere levemente de lo observado en *E. latirostris*, ya que los frontales sí se introducen en forma de cuña entre los nasales. Los maxilares no presentan ninguna particularidad, destacando los forámenes infraorbitales en vista lateral. Estos se

ubican a la altura del margen mesial del M2, son subelípticos, de gran tamaño y se abren de manera frontal (Fig. 63 B).



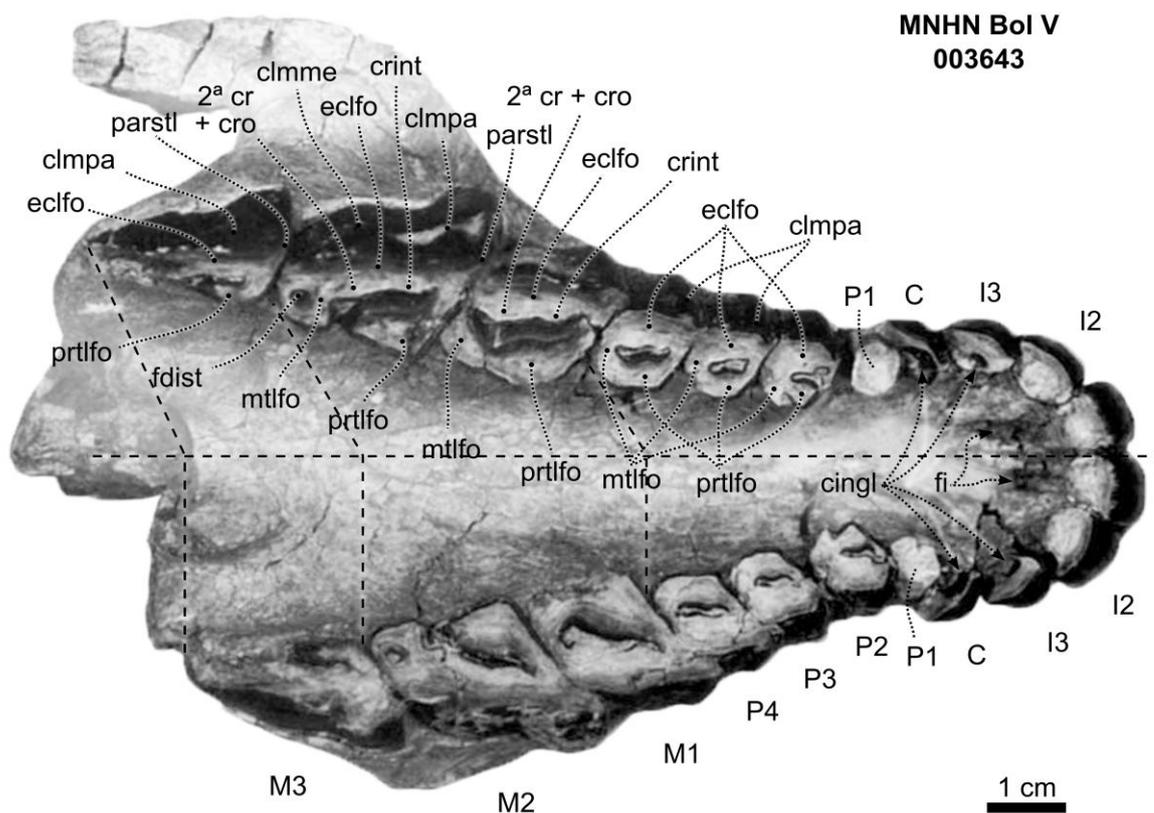
**Fig. 63:** espécimen YPM PU 20680 (*Eurygenium* cf. *E. pacegnum*) en vista dorsal (A), lateral (B) y ventral (C). Fotografías M.T Dozo.

Los frontales son relativamente cortos, y al igual que lo mencionado para el resto de los “Notohippidae”, se proyectan lateralmente mediante los procesos postorbitales. Sin embargo, a diferencia de las especies mencionadas hasta ahora, los procesos postorbitales se aproximan bastante al margen dorsal de los arcos cigomáticos, de manera tal que el límite posterior de la órbita está mucho más insinuado, siendo apenas abierta (Shockey, 1997). A nivel del extremo anterior del anillo orbital se destaca un proceso lacrimal similar a lo mencionado para *E. latirostris*. Lamentablemente no se puede observar la pared de la órbita, ni tampoco los forámenes que allí se ubican. Sin embargo, dada la aparente poca variabilidad de estos elementos, sería esperable una disposición y morfología similar a lo descrito para *E. latirostris*. Como se mencionó, la porción posterior del cráneo (neurocraneana dorsal, occipital y basicráneo) no puede describirse debido a la deficiente preservación de estas regiones.

#### Región palatal y dentición superior

El arco premaxilar es redondeado, y si bien en el holotipo (apenas deformado) parece ser en forma de “U” cerrada (Fig. 64), otros especímenes como YPM PU 20696 o YPM PU 20680 (*Eurygenium* cf. *E. pacegnum*) sugieren una forma más comparable a la de *E. latirostris*. El paladar es más ancho que el de *R. equinus*, aunque más angosto que el de *E. latirostris*, y consistente con lo mencionado en relación a la morfología del morro. El extremo anterior del paladar está conformado por el premaxilar, sobre el cual destacan los forámenes incisivos. Son bien notorios, más pequeños que los de *R. equinus* y ubicados muy próximos hacia la línea media, como parece ser característico del género. En el espécimen YPM PU 20680 (*Eurygenium* cf. *E. pacegnum*) se observa con claridad la sutura premaxilo-maxilar, inmediatamente por detrás de los forámenes incisivos. Posteriormente, aproximadamente a nivel del M2, se distingue claramente la sutura maxilo-palatina (Fig. 63). Por el contrario, no se aprecian los forámenes palatinos mayores en ninguno de los especímenes. A nivel del extremo distal del M3 se alcanzan a distinguir (tanto en el holotipo como en YPM PU 20680) la base de las crestas palatinas (o ectopterigoideas), las cuales parecen ser robustas, probablemente similares a las de *E. latirostris*.

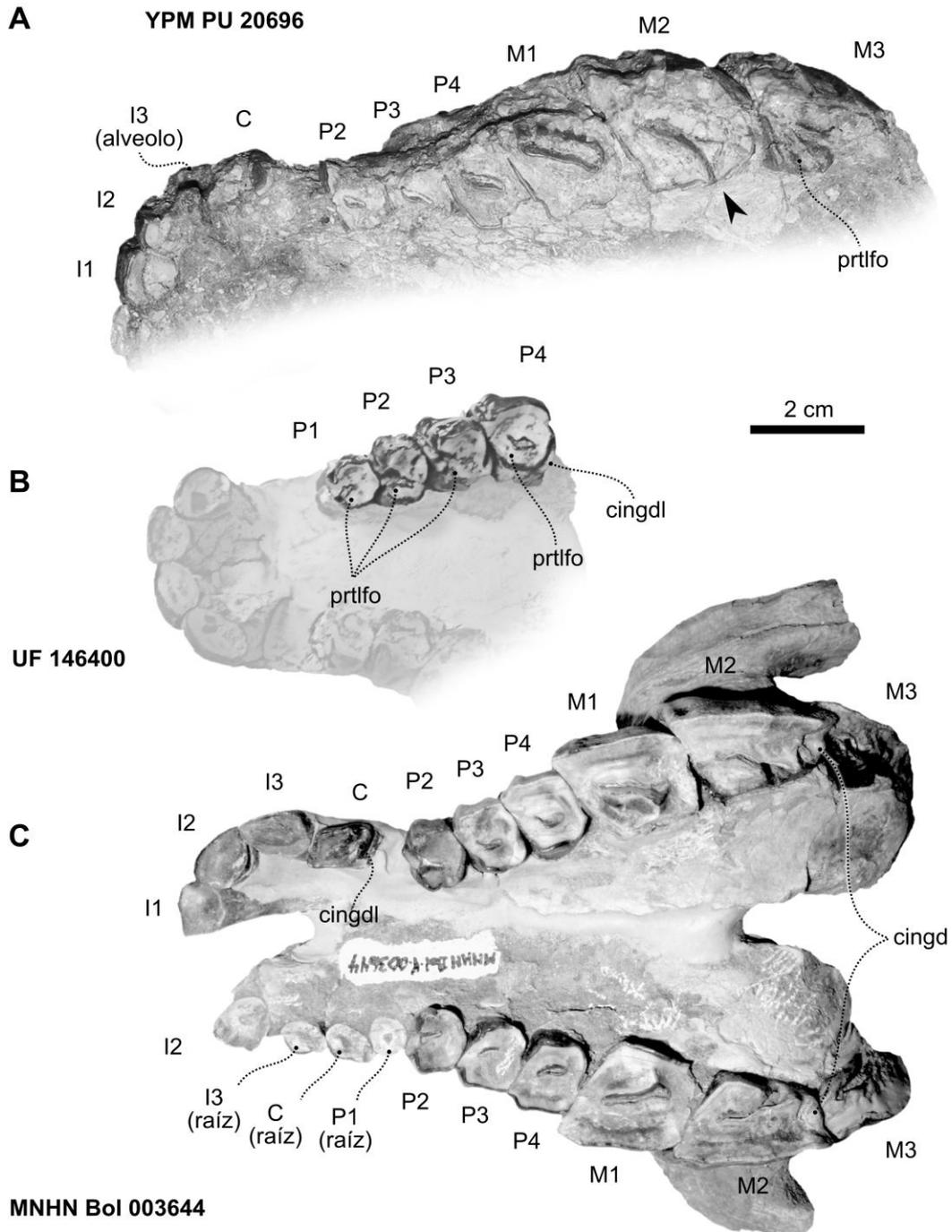
**Dentición**– Los incisivos siguen el mismo patrón que el resto de los “Notohippidae” deseadenses. Son aproximadamente similares en tamaño, aunque el I2 parece ser apenas mayor. El I3 por su parte es levemente más pequeño, y su morfología se asemeja más a la del canino que a la del I2. En el holotipo se observa con claridad una foseta lingual, reminiscencia de un cíngulo lingual que probablemente también haya estado presente en el resto de los incisivos en estadios previos de desgaste. Los caninos son indistinguibles de los de *E. latirostris*, con la cara labial ondulada en vista oclusal y con un gran cíngulo lingual. En piezas muy desgastadas no se observan rastros del cíngulo, y el contorno en vista oclusal tiende a ser circular hacia la base de la corona. Similar a lo observado en *E. latirostris*, se observa una constricción a nivel del P1-P2 (Figs. 63, 64 y 65).



**Fig. 64:** dentición superior *Eurygenium pacegenum*. Tomada y editada de Shockey (1997).

El P1 es el más pequeño de los premolares, los cuales crecen en tamaño mesiodistalmente. Su contorno es aproximadamente circular, siendo su diámetro mesio-distal similar al labio-lingual. El resto de los premolares muestran una morfología oclusal muy similar a la de *E. latirostris*, caracterizada por una fosa central alargada mesiodistalmente, abierta en el P2 del holotipo pero que parece cerrarse con el desgaste de acuerdo a lo observado en otros especímenes (ej. YPM PU 20680). Muestran un parastilo bien marcado (especialmente notorio en P3-4) y un pequeño metastilo, más notorio en el P2. Como es frecuente, la región del paracono y metacono constituyen un ectolofa masivo. Por su parte, el hipolofa está conectado con el extremo distal del ectolofa conformando un metalofa transversal (Figs. 63, 64 y 65). En el caso de los premolares de UF 146400 (Fig. 65 B) se observa un cingulo distolingual que por su posición (alto en la corona) probablemente desaparezca en estadios avanzados de desgaste.

Los molares son notoriamente más grandes que los premolares, siendo el M2 el de mayor tamaño. El M1 y el M2 muestran un gran protolofa. Paralofa y metalofa constituyen un masivo ectolofa de gran desarrollo mesiodistal, acentuado por un marcado parastilo. Esto es especialmente evidente en el M2, siendo su diámetro mesio-distal (medido sobre el margen labial) mucho mayor que en el M1 y M3. En el M2 del holotipo, la fosa central está abierta lingualmente y se distingue claramente una foseta distal derivada del cingulo distal, el cual se evidencia como tal (producto de su menor desgaste) en el espécimen MNHN Bol 003644. Tanto en el M1 como en el M2, el borde labial de la fosa central está levemente ondulado, insinuando la presencia de una cresta intermedia y una segunda cresta+crochet, similar a lo observado en *E. latirostris*. Por su parte, el M3 es más pequeño, presenta un protolofa reducido en comparación con el M2, un ectolofa bien desarrollado y la fosa central abierta distolingualmente. Al igual que en *E. latirostris*, no se distingue una capa distal de esmalte que permita identificar el límite de la superficie oclusal, al menos en estadios de desgaste poco avanzados (Fig. 64).



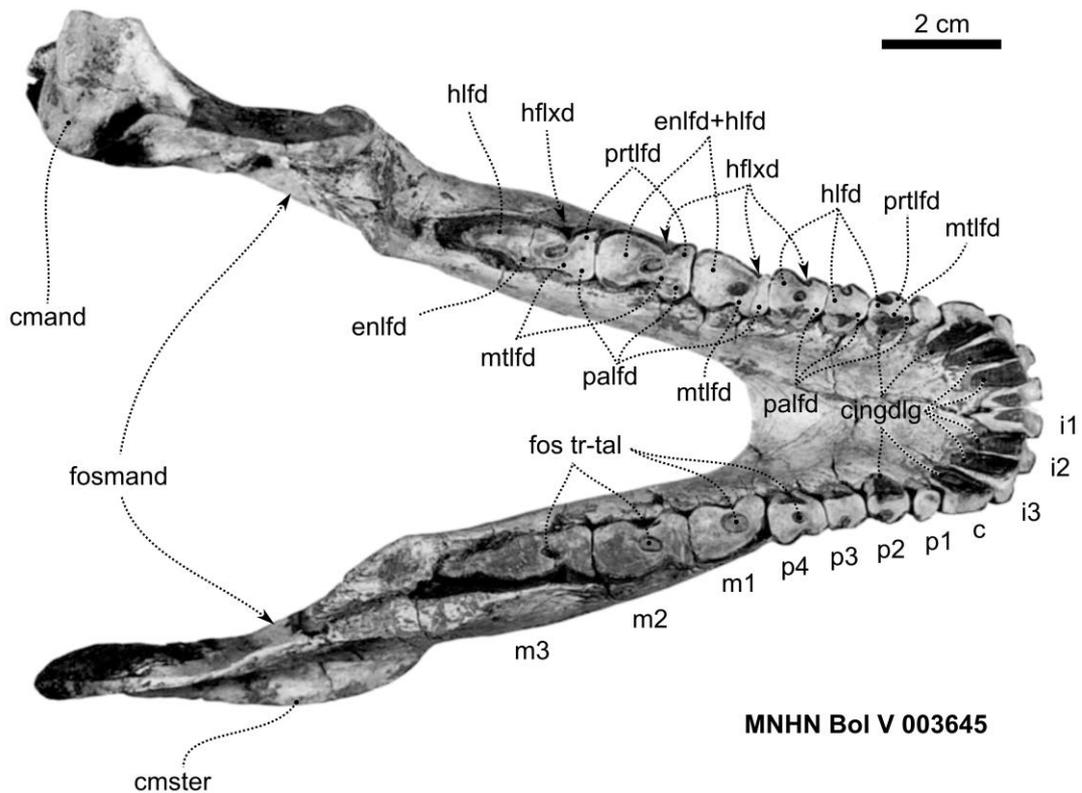
**Fig. 65:** vista palatal de algunos especímenes asignados a *Eurygenium pacegnum* mencionados en el texto para comparación con YPM PU 20680 (*Eurygenium* cf. *E. pacegnum*). Fotografías (A y B) M.T Dozo. Fotografía en C tomada y editada de Cerdeño y Vera (2014a).

Es pertinente mencionar en esta instancia una serie de diferencias que presenta el espécimen YPM PU 20680, motivo por el cual se lo ha considerado aquí como *Eurygenium* cf. *E. pacegnum*. En este material (Fig. 63), la fosa central del M2 está

cerrada y no se distingue una foseta distal. En cuanto al M3, la fosa central también está cerrada (apenas perceptible), el protofofo está más desarrollado, y el margen distal del metalofo está dado por una capa de esmalte que lo delimita con precisión. Afortunadamente los especímenes YPM PU 20696 (Fig. 65 A) y UF 149210 (no figurado en el presente trabajo) presentan un desgaste intermedio entre YPM PU 20680 y el holotipo, y casualmente muestran también una morfología oclusal “intermedia”. En el espécimen YPM PU 20696, la fosa central del M2 derecho está apenas cerrada, mientras que en el M2 izquierdo del mismo individuo está apenas abierta. De igual manera, el M3 muestra un protofofo de tamaño intermedio entre el holotipo (muy pequeño) y el espécimen YPM PU 20680 (muy grande). Respecto de la foseta distal, el espécimen UF 149210 presenta una foseta distal poco distinguible, un estado intermedio entre la foseta distal evidente del holotipo y la ausencia de la fosetida en YPM PU 20680. Estos especímenes resultan muy valiosos puesto que permiten asociar los extremos de un gradiente en la morfología oclusal explicable a partir de los distintos grados de desgaste. Si bien no es evidencia concluyente de que YPM PU 20680 corresponde a *E. pacegnum*, sí permite considerarlo tentativamente.

### Mandíbula y dentición inferior

En vista lateral, y similar a lo mencionado para *Morphippus imbricatus*, la mandíbula de *E. pacegnum* es bien robusta, tanto a nivel de la rama horizontal como a nivel de la rama ascendente. Por su parte, el cóndilo mandibular (de gran desarrollo transversal) y el proceso coronoides también responden a lo mencionado para los géneros deseadenses *Rhynchippus* y *Morphippus*. El contorno del ángulo mandibular es bien redondeado, está precedido por una constricción preangular poco insinuada y acentuado por una cresta masetérica bien marcada. Sobre la cara medial destaca una amplia fosa mandibular (Fig. 66).



**Fig. 66:** mandíbula y morfología oclusal de la dentición inferior de *Eurygenium pacegnum* (MNHN Bol V 003645). Fotografía tomada y editada de Shockey (1997).

**Dentición**– Los incisivos se insertan de manera procumbente, una característica recurrente no solo entre los Toxodontia sino a nivel de los Notoungulata en general. Hacia la base de la corona se distingue con claridad un cingúlido lingual más marcado que en *M. imbricatus* y similar a lo mencionado para *R. equinus*. Además del cingúlido, se observa una “costilla” o cresta longitudinal lingual. El i1 es el más pequeño de los incisivos, los cuales aumentan en tamaño distalmente. El canino es incisiviforme, presenta el cingúlido y la cresta mencionada para los incisivos, y su diámetro mesio-distal es mayor que el del i3.

Los premolares también aumentan en tamaño distalmente y su morfología varía gradualmente desde un p1 pequeño, de contorno aproximadamente circular en el que apenas se insinúa una cresta originada a partir del protolofido y dirigida distalmente, hasta un p4 molariforme típico. El p2 muestra una cúspide principal que por el desgaste ha originado un lófido (metalofido). Distalmente, el metalofido se continúa con un hipolofido curvo. Lo que en el p1 es una cresta insinuada en el extremo mesiolabial del trigónido, en el p2 constituye un delgado protolofido que se

proyecta distalmente. Mesiolingualmente se evidencia un paralófidio incipiente a partir del cual se origina un cingúlido lingual que se conecta distalmente con la base del hipolófidio. El p3 presenta una forma similar, aunque los lófidios son más masivos (de hecho resulta imposible identificar elementos que insinúen los límites del metalófidio). Tanto el extremo mesial como el extremo distal del cingúlido lingual han sido alcanzados por el desgaste y se perciben más como proyecciones del paralófidio e hipolófidio respectivamente (Fig. 66). El p4 es de mayor tamaño que el p3, el protolófidio adquiere una forma típica (no crestado), y está separado del hipolófidio por un hipofléxido cuya morfología resulta comparable a la de los molares. Entre el trigónido y el talónido se distingue con claridad una fosétida originada a partir de la fusión lingual del extremo distolingual del metalófidio con el trigónido.

Los molares incrementan su tamaño desde el m1 al m3, principalmente por el tamaño creciente del talónido. El m1 es muy similar al p4, aunque más grande. La fosétida trigónido-talónido también es mayor, y el ancho del hipolófidio sugiere la existencia de un entolófidio que probablemente se ha fusionado producto del desgaste. El m2 muestra un hipofléxido más marcado y se reconoce un abultamiento a nivel del borde lingual del hipolófidio correspondiente al entolófidio. A partir del extremo distal del hipolófidio se distingue con claridad una cresta que se proyecta mesialmente y que corresponde al extremo distal del cingúlido lingual. Mesialmente se observa una cresta similar que se proyecta distalmente a partir del paralófidio y que constituye el extremo mesial de dicho cingúlido. Esto también se puede apreciar en el m3, cuya mayor diferencia respecto del m1 y m2 es el mayor desarrollo mesio-distal del hipolófidio y su menor diámetro labio-lingual, lo cual a su vez permite identificar con mayor claridad el entolófidio. Al igual que el resto de los molares, se observa claramente la fosétida trigónido-talónido (Fig. 66).

#### 5.2.4 - *Mendozahippus* Cerdeño y Vera, 2010

**Especie tipo:** *Mendozahippus fierensis* Cerdeño y Vera, 2010.

**Taxones incluidos:** genero monotípico.

**Distribución geográfica y estratigráfica:** ver distribución de la única especie.

**Diagnosis-** Ver diagnosis de la única especie.

**Holotipo:** MCNAM PV 4004 (cráneo muy completo con premolares y molares, algunos deteriorados, metatarsal III y fragmento proximal del IV).

**Especímenes incluidos:** MCNAM PV 3853 (fragmentos de molar superior e inferior), MCNAM PV 3956 (fragmento mandibular derecho con m2), MCNAM PV 4049 (fragmento maxilar izquierdo con M2-3), MCNAM PV 4050 (fragmento maxilar izquierdo con restos del M1?), MCNAM PV 4051 (P3? izquierdo), MCNAM PV 4052 (p3? derecho), MCNAM PV 4056 (fragmento mandibular izquierdo con m3), MCNAM PV 4209 (fragmentos de molar superior), MCNAM PV 4213 (p2 izquierdo), MCNAM PV 4237 (fragmento maxilar derecho con M2-3), MCNAM PV 4240 (molar superior derecho), MCNAM PV 4285 (fragmento mandibular derecho con m3 y talónido de m2), MCNAM PV 4306 (fragmentos de molares superiores), MCNAM PV 4309 (fragmentos de molares superiores), MCNAM PV 4310 (fragmentos de molares superiores), MCNAM PV 4368 (fragmento mandibular izquierdo con m1 [roto]-m3, y elementos postcraneanos asociados [fragmentos de fémur, tibia y fibula derechos e izquierdos]), MCNAM PV 4370 (fragmento de paladar con P4-M3 derechos, M2-M3 izquierdos y base de la raíz anterior del arco cigomático), MCNAM PV 4371 (fragmento de maxilar izquierdo con P2-3 y M1-3), MCNAM PV 4380 (fragmento de hemimandíbula derecha con m2 roto y m3) y MCNAM PV 4393 (fragmento mandibular izquierdo con m1? y trigónido de m3 derecho aislado, probablemente del mismo individuo).

Las autoras mencionaron además en la publicación original (Cerdeño y Vera, 2010) al espécimen MLP 96-XI-20-14 (lote de dientes superiores aislados), al cual consideraron *Mendozahippus* cf. *M. fierensis*. En cuanto al espécimen MCNAM PV 3846 (porción del paladar con I1-M2 izquierdo, I1-P3 derecho, y pequeños fragmentos de nasales y maxilares) es asignado de manera tentativa ya que presenta un desgaste mucho menor que el del holotipo, dificultando la comparación precisa de la morfología oclusal. Por otra parte, la forma de los procesos ascendentes de los premaxilares parece variar respecto de la del holotipo. También se asigna de manera tentativa al espécimen FMNH P 13286 (cráneo muy reconstruido con raíz de I3, P2-M3 izquierdos y P2-M3 derechos). Se trata de un material que presenta una dentición y un estado de desgaste muy similar al holotipo, y si bien muestra algunas diferencias

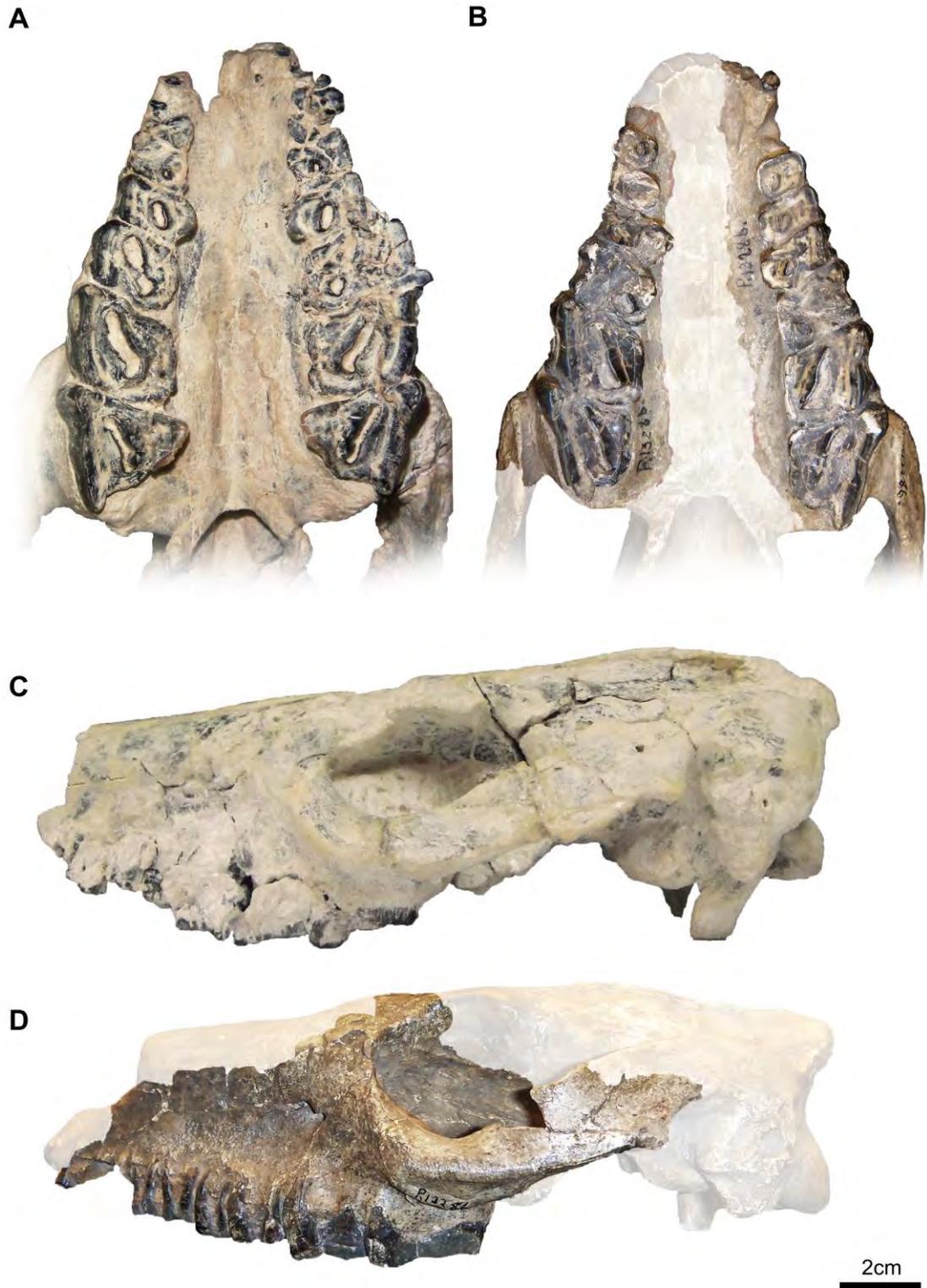
en cuanto a la morfología general del cráneo, las porciones realmente preservadas (aquellas que no han sido reconstruidas y “modeladas” durante la preparación) muestran similitud con el holotipo (Fig. 67).

**Procedencia geográfica:** Quebrada Fiera, suroeste de Mendoza, Argentina. El espécimen FMNH P 13286 (asignado tentativamente) proviene de Cabeza Blanca, sureste de Chubut, Argentina.

**Procedencia estratigráfica:** niveles de EM Deseadense (Oligoceno superior) de la Formación Agua de la Piedra (Cerdeño y Vera, 2010). El espécimen FMNH P 13286 (asignado tentativamente) también proviene de niveles deseadenses, solo que en este caso de la Formación Sarmiento.

**Diagnosis revisada**– La especie se distingue por la siguiente combinación de caracteres: (1) cráneo esbelto, producto de arcos cigomáticos poco expandidos lateralmente, similar a lo mencionado para *R. equinus* y diferente de las especies del género *Eurygenium*, (2) extremo posterior de la cresta sagital más marcada que en *R. equinus* y la cresta nugal más proyectada posteriormente, (3) paladar más angosto que el resto de los “Notohippidae” considerando su ancho en relación al diámetro labio-lingual promedio de los molares, y (4) incisivos y caninos superiores con una evidente cresta lingual que no se observa en otros “Notohippidae”.

La presencia de un cíngulo anterolingual bajo en premolares y molares (al menos en el M2) y un M3 con el metalofo muy reducido y el protocono proyectado lingualmente, fueron dos características relevantes mencionadas por las autoras como elementos diagnósticos. En el caso de la primera, dicho cíngulo sólo se puede observar con claridad en el espécimen menos desgastado MCNAM PV 3846 (considerado aquí como *Mendozahippus* cf. *M. fierensis*). En cuanto al M3, las características mencionadas solo se manifiestan en forma evidente en el holotipo, por lo que se ha preferido no incluirlas en la diagnosis hasta tanto no se evalúe su variabilidad intraespecífica o la susceptibilidad a modificarse con el desgaste.



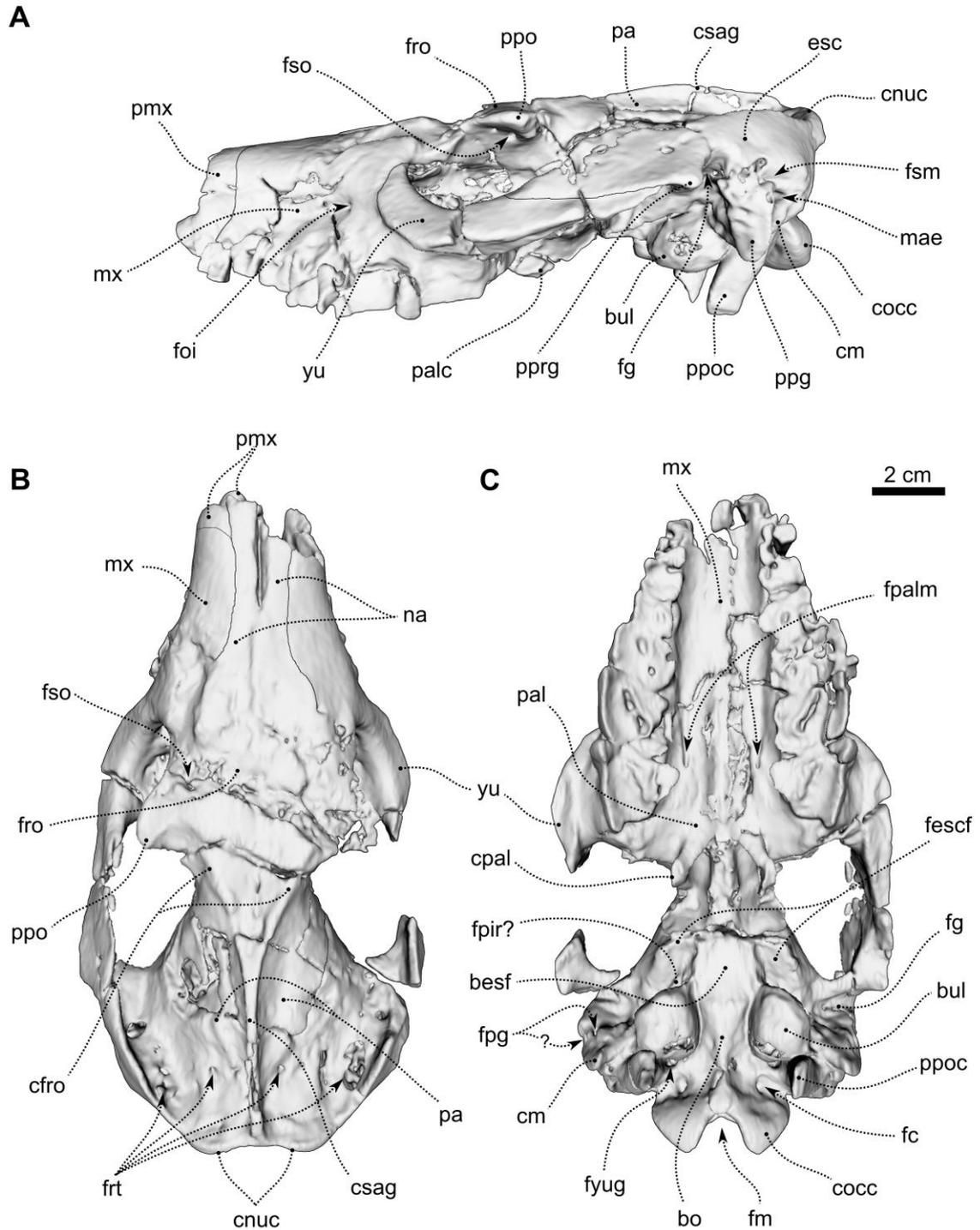
**Fig. 67:** holotipo de *Mendozahippus fierensis* (A y C) y FMNH P 13286 (B y D). Las áreas semitransparentes en B y D corresponden a regiones reconstruidas artificialmente.

## Descripción

Sin lugar a dudas el holotipo (cráneo casi completo y algunos elementos postcraneanos) constituye el material más representativo del taxón, ya que si bien no preserva toda la dentición (que además está bastante desgastada), permite una descripción integral del cráneo (Fig. 68). No parece estar fuertemente deformado, aunque el análisis por tomografía evidencia no solo numerosas fracturas (como lo señalaran Cerdeño y Vera, 2010), sino también un hundimiento a nivel de los frontales que puede haber alterado levemente el contorno en vista lateral, y quizás mínimamente la forma de la órbita.

### Región nasofacial y neurocraneana dorsal

El aspecto general de la región facial es esbelto. Sus arcos cigomáticos poco expandidos lateralmente le otorgan un contorno en vista dorsal más comparable a las especies del género *Rhynchippus* que a las de *Eurygenium*. El arco premaxilar está muy deteriorado en el holotipo, pero el morro angosto sugiere una forma de “U” bastante cerrado. A nivel del premaxilar (más precisamente en relación a los procesos ascendentes de los premaxilares) se registran una serie de diferencias entre el holotipo y los especímenes MCNAM PV 3846 y FMNH 13286. En estos últimos, las ramas ascendentes de los premaxilares parecen proyectarse posterodorsalmente, a diferencia del holotipo en el que parecen ser más verticales. Sin embargo, el deterioro del holotipo a nivel del extremo anterior del morro dificulta una comparación precisa entre los especímenes. A pesar del deterioro, se puede apreciar que los premaxilares contactan el extremo anterior de los nasales. Los maxilares no muestran ninguna particularidad, excepto una marcada concavidad a modo de fosa por encima de la línea alveolar, acentuada posteriormente por el borde ventral de los arcos cigomáticos. A nivel del extremo mesial del M2 se distinguen (con cierta dificultad) los forámenes infraorbitales, los cuales parecen algo más pequeños que en *Eurygenium* y *Rhynchippus* (Fig. 68).

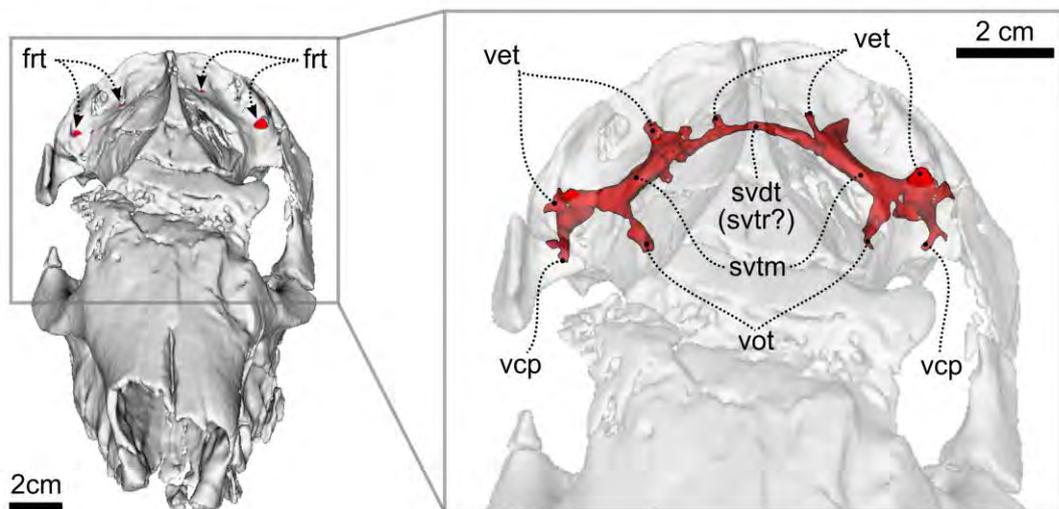


**Fig. 68:** reconstrucción 3D del cráneo de *Mendozahippus fierensis* (MCNAM PV 4004) en vista lateral (A), dorsal (B) y ventral (C).

Los nasales son estrechos y alargados, y su contacto con los frontales responde a la forma de “W” mencionada para *Rhynchippus*. Los frontales están bastante deteriorados, pero aún así se distingue el foramen supraorbital izquierdo. Como se mencionó, se observa una fuerte fractura oblicua a nivel de los frontales que ha

provocado un achatamiento apenas perceptible. Las crestas frontales son notorias y la cresta sagital está más marcada que en *Rhynchippus*, principalmente a nivel del extremo posterior. Los parietales no presentan ninguna particularidad externa, son levemente convexos y las suturas escamoso-parietal y parieto-occipital no se distinguen con claridad (Fig. 68 B).

Sí se observan perfectamente una serie de forámenes vasculares próximos al contacto entre los parietales y el occipital, similar a lo mencionado para otros géneros. Sin embargo, las imágenes tomográficas y los modelos 3D generados a partir de ellas, muestran que estos forámenes se conectan intracranealmente con lo que parece ser un seno venoso diploico transversal, que a su vez conecta los senos petrosos temporales (Fig. 69). Esta particularidad no se ha observado en otros especímenes (de este u otro taxón) y tampoco se han encontrado referencias al respecto en la bibliografía. En la medida en que se cuente con más taxones sometidos a este tipo de análisis, se podrán proponer hipótesis de homología y determinar si se trata de una condición particular del seno venoso transversal, o si corresponde a otra estructura. Por otra parte, permitirá indagar acerca de la incidencia de esta condición en un contexto taxonómico más amplio y evaluar así su valor sistemático.



**Fig. 69:** reconstrucción 3D del holotipo de *Mendozahippus fierensis* en semitransparencia (derecha) para señalar el seno venoso diploico transversal (svdt).

## Región palatal y dentición superior

El paladar es más estrecho en comparación con el ancho paladar de *E. latirostris*, o las especies de *Rhynchippus*. Por otra parte, las series molariformes son bastante paralelas, siendo el ancho palatal a nivel del P2 similar al ancho palatal a nivel del M3 (Fig. 70), muy diferente de la forma triangular descrita para otros “Notohippidae”. A pesar de su deterioro, es posible distinguir los forámenes palatinos mayores, los cuales se abren a nivel del extremo mesial del M3 (Fig. 68 C). No se distingue la sutura premaxilo-maxilar ni la sutura maxilo-palatina.

**Dentición**– A diferencia de los géneros deseadenses mencionados hasta el momento, *Mendozahippus fierensis* presenta una menor altura de las coronas, similar a lo mencionado para el género predeseadense *Eomorphippus*. Esto es especialmente notorio en el holotipo, pero debe tenerse en cuenta que se trata de un espécimen con la dentición sumamente desgastada. Los incisivos se insertan de manera más procumbente que en el resto de los géneros deseadenses. Son aproximadamente isodiamétricos y se caracterizan por la presencia de una cresta lingual y de un cingulo lingual, algo borrado en el I1 pero claramente visible en la serie I2-3. El canino es incisiviforme y de tamaño similar al I3. Cabe mencionar que estas apreciaciones se realizan a partir del espécimen MCNAM PV 3846 (*Mendozahippus* cf. *M. fierensis*), ya que el holotipo carece de la porción más anterior de su dentición (Fig. 70).

Los premolares del holotipo están muy deteriorados, principalmente el P1 y P2. Aumentan en tamaño distalmente y su diámetro labio-lingual es mucho mayor que el mesio-distal. A pesar del deterioro se distingue una fosa central, un ancho ectofofo, un delgado metalofo y un protofofo bien desarrollado, que en el P4 se proyecta lingualmente. En el caso del espécimen MCNAM PV 3846 (cuyo desgaste es menor), la diferencia entre el diámetro mesio-distal y labio-lingual no es tan marcada, la fosa central está abierta mesiolingualmente, y se distingue un notorio cingulo mesiolingual. Además se reconocen dos proyecciones del ectofofo que invaden la fosa central, identificadas tentativamente como la cresta intermedia (mesial) y la segunda cresta+crochet (distal). Si se observa con detenimiento, es posible apreciar que estas proyecciones están constituidas a su vez por pequeñas crestas a modo de “borde aserrado”. Además del cingulo mesiolingual, se observa claramente un pequeño pero bien marcado cingulo distolingual (Fig. 70).

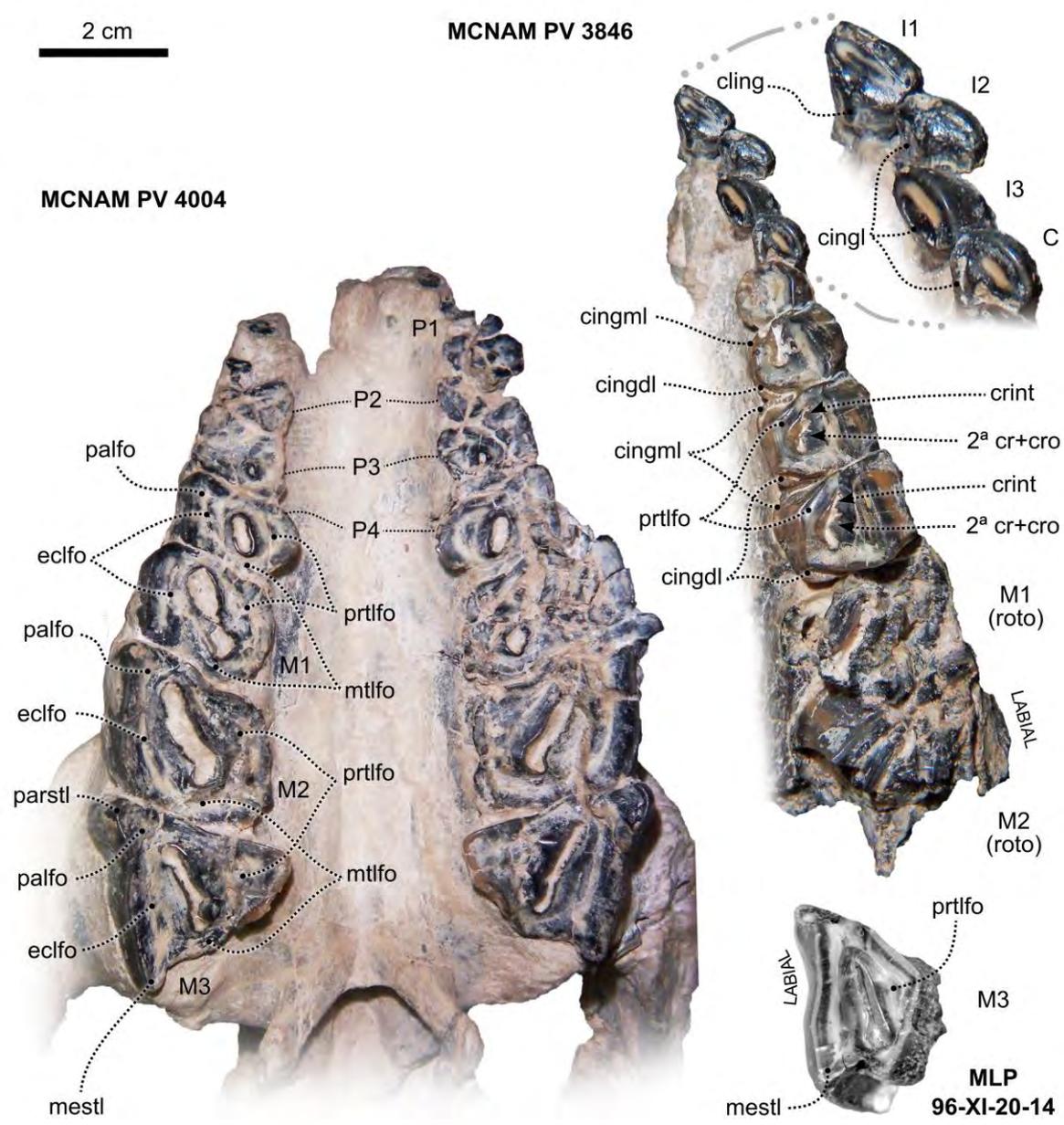


Fig. 70: paladar y dentición superior de *Mendozahippus fierensis* (MCNAM PV 3846 y MLP 96-XI-20-14 considerados *Mendozahippus* cf. *M. fierensis*).

Los molares son notoriamente más grandes que los premolares, caracterizados por su gran desarrollo en sentido transversal (diámetro labio-lingual mayor que el mesio-distal), un ancho ectolofa, un protolofa muy masivo y un delgado metalofa. Probablemente por el avanzado desgaste que presentan es imposible reconocer el patrón de crestas, algo que tampoco puede realizarse en el también desgastado FMNH P 13286 (*Mendozahippus* cf. *M. fierensis*). Tanto el M2 como el M3 muestran un fuerte parastilo. En el holotipo, el M3 presenta un metalofa sumamente reducido, limitado a un delgado lofo que cierra distalmente la fosa central. Esta característica (junto a un

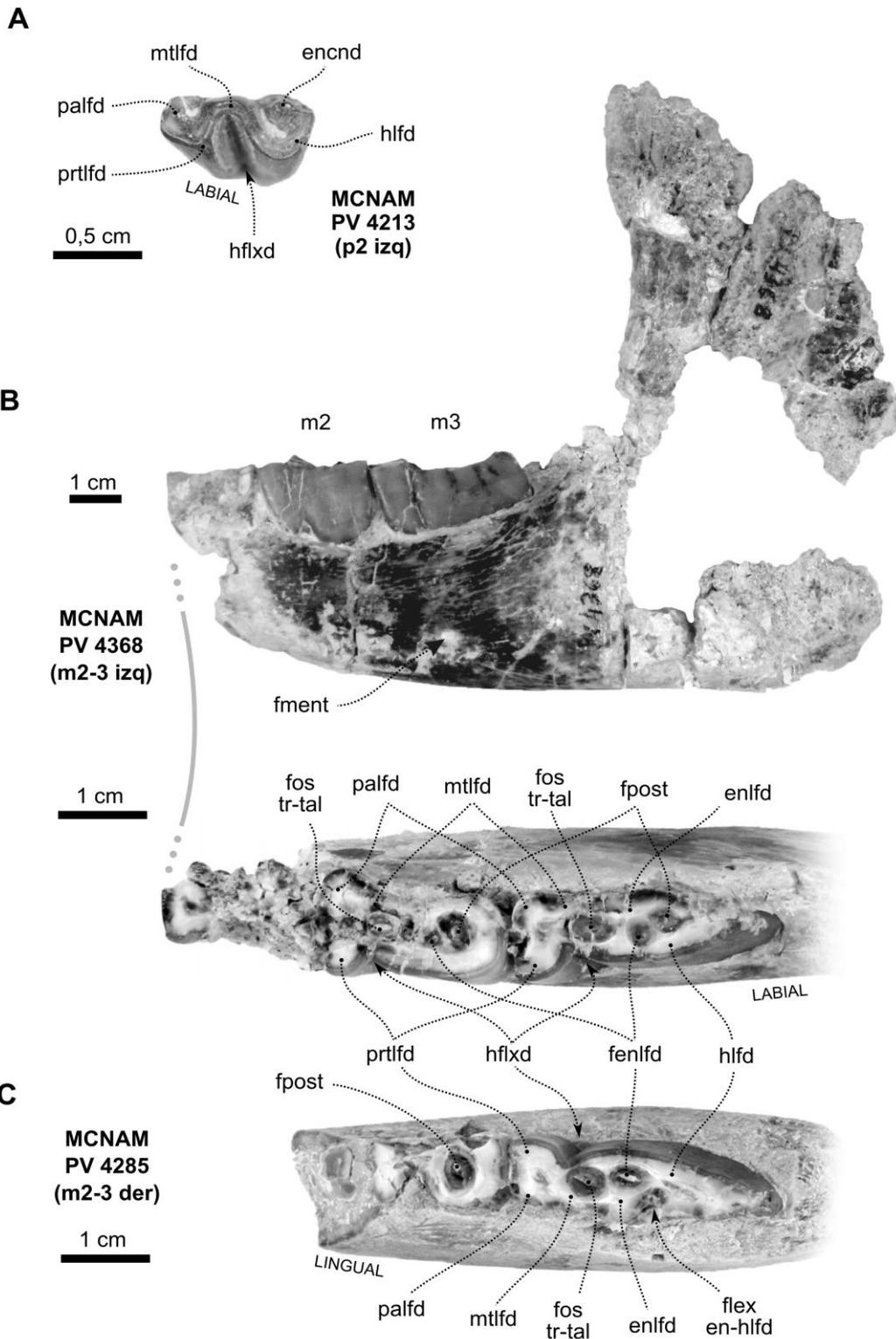
protolofa muy proyectado lingualmente), le otorga a la pieza un contorno notablemente triangular en vista oclusal. Sin embargo, esto no resulta tan evidente en los especímenes MLP 96-XI-20-14 y FMNH P 13286 (*Mendozahippus* cf. *M. fierensis*), en los cuales el M3 muestra un contorno más trapezoidal (Figs. 67 y 70). Distalmente, el ectolofa del M3 se proyecta más allá del metalofa originando un marcado metastilo.

### Mandíbula y dentición inferior

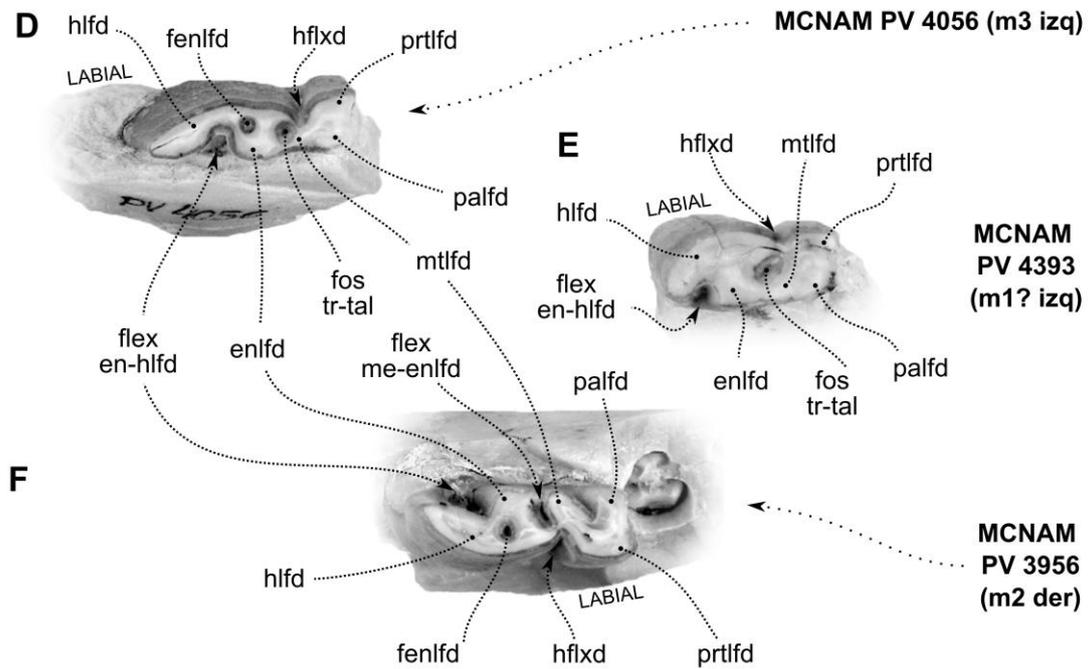
Los restos mandibulares (Fig. 71) muestran una mandíbula robusta, a tono con lo mencionado para otros “Notohippidae” deseadenses. Aún cuando los autores la describen como baja, proporcionalmente es apenas menor que la altura mandibular de *R. equinus*. El borde ventral es levemente curvo y el borde externo del ángulo mandibular es redondeado y amplio. No se observa una constricción preangular. Externamente se distingue una moderada cresta masetérica y un foramen mandibular a la altura del hipofléxido del m3, más próximo al borde ventral que al borde alveolar. El espécimen MCNAM PV 4368 permite observar parcialmente la rama ascendente. El borde anterior es bastante recto (similar a lo mencionado para *R. equinus*). Lamentablemente no se ha preservado el proceso coronoides ni el cóndilo mandibular, por lo que no se puede describir en detalle su morfología.

**Dentición**– Solo se conocen algunas piezas de la dentición inferior (premolares y molares). Respecto de los primeros, solo se tiene registro de un p2 aislado y poco desgastado (MCNAM PV 4213) y un p3 o p4 sumamente desgastado (MCNAM PV 4052). El primero muestra una morfología premolar típica, con una cúspide en forma de cresta cuyo punto más alto corresponde posicionalmente al metacónido (o metalófido). Esta cresta se proyecta mesialmente y se curva primero en dirección labial (originando un pliegue probablemente correspondiente al protolófido) y luego lingualmente constituyendo el paralófido. Distalmente se distingue un hipolófido bien curvo y un entocónido que probablemente, en estadios de desgaste más avanzados, se conecte con el hipolófido (Fig. 71 A). Cerdeño y Vera (2014a) se refirieron a estas estructuras como metacónido, protocónido, paracónido e hipoconúlido, pero como se mencionó al momento de describir las especies de *Pampahippus*, se trata de diferentes criterios frente a estructuras que no responden estrictamente a las definiciones de lófido o cónido, y que incluso varían de acuerdo al

desgaste de la pieza. A nivel del trigónido se distingue un cingúlido lingual, entre el extremo distal del paralófidio y el metalófidio. De manera similar, se observa otro cingúlido lingual a nivel del talónido, entre el metalófidio y el extremo distal del hipolófidio.



**Fig. 71:** mandíbula y dentición inferior de *Mendozahippus fierensis*. Fotografías



**Fig. 71 (continuación):** ver leyenda en figura 71.

Los molares aumentan distalmente en tamaño (Fig. 71 B-F). Presentan un trigónido y un talónido separados por un fuerte hipofléxido. El m1 es el más pequeño debido al talónido más corto. El espécimen MCNAM PV 4393 (Fig. 71 E) muestra una fosétida trigónido-talónido, producto del cierre de lo que en estadios de desgaste previos haya sido probablemente un fléxido trigónido-talónido. Se distingue con claridad un entolófido abultado y un incipiente fléxido ento-hipolófido. El m2 y m3 son muy similares entre ellos, siendo el talónido mucho más largo que el trigónido en comparación con el m1. El m2 del espécimen MCNAM PV 3956 (Fig. 71 F) muestra tres fléxidos linguales; uno a nivel del trigónido (entre el paralófido y el metalófido), un fléxido trigónido-talónido y un fléxido ento-hipolófido. Este último está cerrado en el m2 de los especímenes MCNAM PV 4285 y MCNAM PV 4368, originando una fosétida posterior. El m3 se diferencia del m2 por un mayor desarrollo del hipolófido por detrás del entolófido. Se distingue con claridad la fosétida trigónido-talónido y la fosétida del entolófido. Entre el hipolófido y el entolófido se observa un marcado fléxido que en MCNAM PV 4368 (más desgastado) ha devenido en fosétida (Fig. 71 B-D).

## Región orbitotemporal

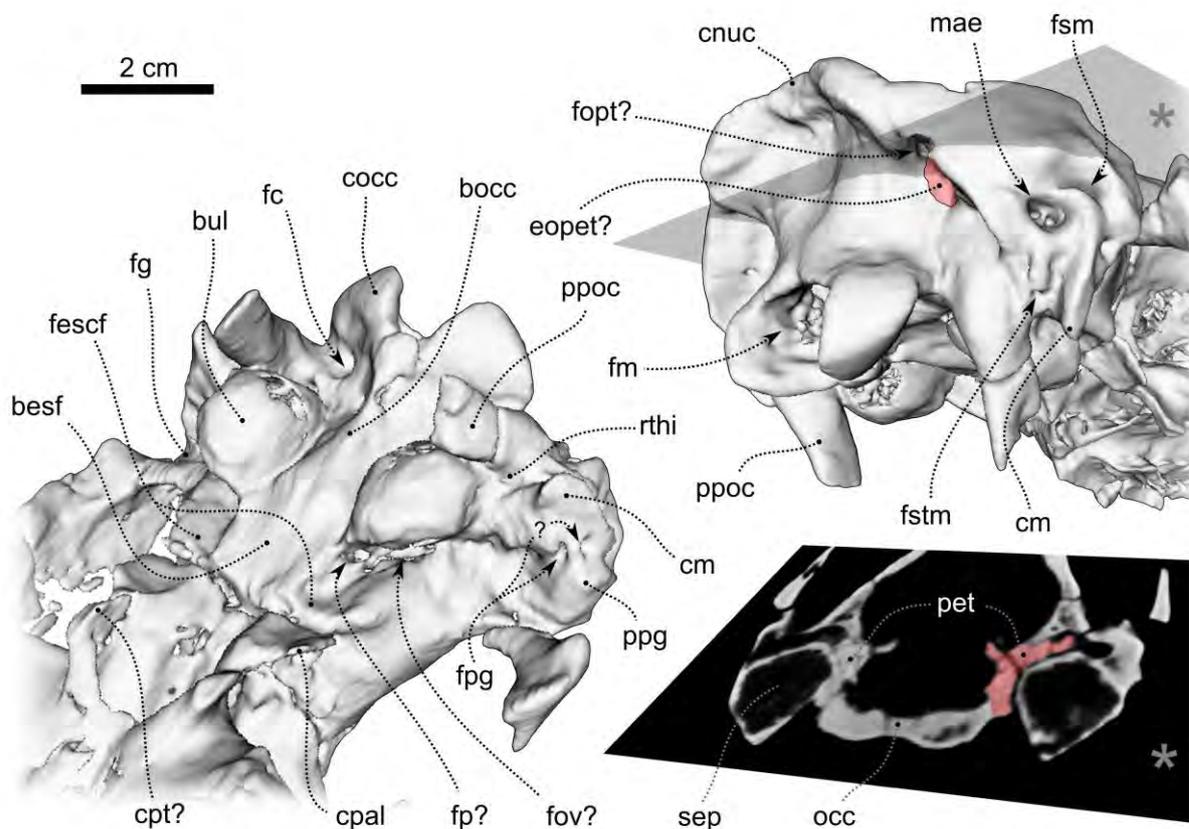
Las órbitas son bastante circulares y no presentan ninguna particularidad que las diferencie sustancialmente de las generalidades mencionadas para el resto de los “Notohippidae”. Carece de cualquier tipo de proceso o protuberancia lacrimal, y tanto el foramen infraorbital como el foramen lacrimal, son visibles en el extremo anterior de la cavidad de la órbita. Lamentablemente el piso y las paredes están muy deteriorados debido a numerosas fracturas originadas principalmente por el leve aplastamiento que presenta el material a nivel de los frontales. Por este motivo no es posible apreciar suturas ni forámenes, excepto la apertura en el techo de la órbita del canal supraorbital (Fig. 68 A). Si bien no se ha preservado el foramen óptico, orbitotemporal, ni la fisura esfenorbital, el análisis de los *ct-slices* y la morfología del endocráneo (en la cual se distinguen las salidas de los paquetes vasculonerviosos asociados a estos forámenes y fisuras) indican que su disposición sería coincidente con lo mencionado para *Puelia*, *Rhynchippus* y *Eurygenium*.

## Basicráneo y región auditiva

A nivel del mesocráneo, las estructuras más evidentes son las crestas palatinas (o ectopterigoideas) a ambos lados de las coanas. Si bien Cerdeño y Vera (2010) se refieren a ellas como crestas pterigoideas, es probable que se trate de las crestas palatinas, constituidas por el palatino y una pequeña contribución del aliesfenoides (similar a lo ya mencionado para otros taxones en esta sección). Por su parte, las verdaderas crestas pterigoideas (o entopterigoideas) podrían corresponder a las pequeñas crestas que se ubican medialmente respecto del hipotético pasaje del tendón del músculo tensor del velo del paladar (Figs. 68 y 72). Esta última apreciación es tentativa ya que la preservación de esta región no es tan buena como en el caso de MLP 67-II-27-27 (*Puelia coarctatus* [Fig. 25]) o MPEF PV 695 (*Rhynchippus equinus* [Fig. 39]). No se distinguen los contactos que permitan inferir los elementos constitutivos del techo de las coanas, pero sí se identifican con claridad el basiesfenoides y el basioccipital, cuyo contacto se puede observar aproximadamente a nivel del extremo anterior de las bulas.

Las bulas auditivas son globosas y bien notorias tanto en vista ventral como en vista lateral, y su forma se asemeja a lo mencionado para *R. equinus* (Fig. 72). El

análisis de los *slices* permite corroborar la presencia de tejido esponjoso hacia el extremo anterior de las mismas, siendo otro aspecto compartido con las especies del género *Rhynchippus* y con lo mencionado para otros Notoungulata. Ambas bulas están rellenas de sedimento, pero el contraste es bastante bueno y no se observan rastros de algún septo que pudiera dividir la cavidad. A diferencia de *R. equinus*, no se distingue un espacio paratimpánico a nivel de las paredes o piso de las bulas auditivas.



**Fig. 72:** reconstrucción 3D del basicráneo de *Mendozahippus fierensis* (MCNAM PV 4004). Se señala en color la ubicación del petroso (pet) y lo que parece ser su exposición occipital (eopet?).

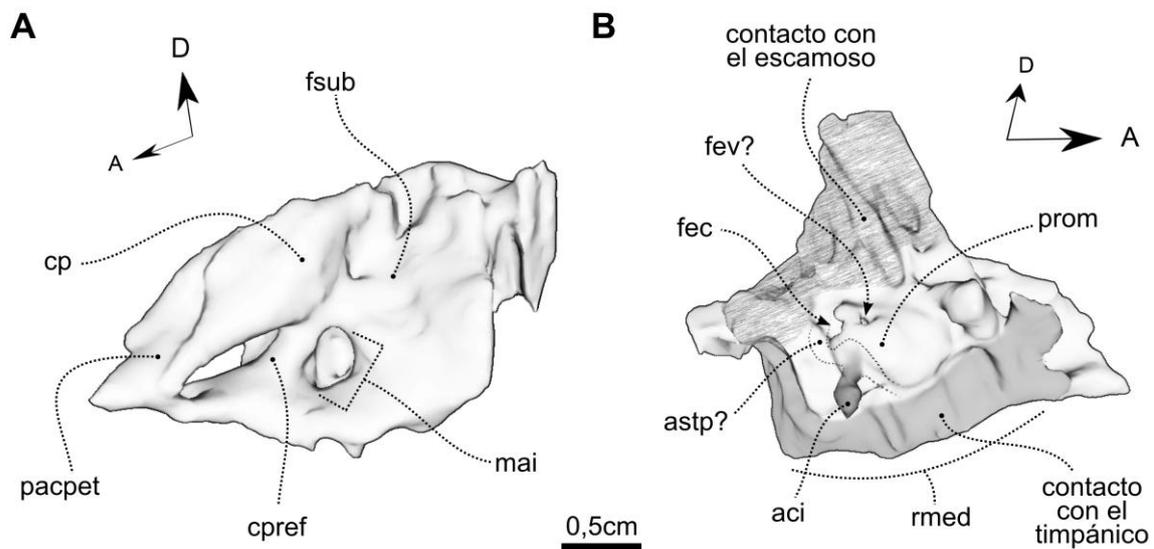
El meato tubular osificado desemboca dorsalmente en la cavidad timpánica y no protruye, al menos hasta donde permite apreciarlo la resolución de las tomografías. Inmediatamente por encima de la desembocadura del meato tubular osificado se observa la comunicación pneumática que conecta la cavidad timpánica con el seno epitimpánico. Los senos epitimpánicos son subsféricos, de tamaño y posición similar a lo mencionado para los taxones en los cuales se ha preservado y descrito esta

estructura (Fig. 72). Esta sucesión de espacios asociados al oído (senos epitimpánicos, cavidad timpánica propiamente dicha y cavidad de la bula auditiva) responde a lo mencionado para las especies del género *Rhynchippus* (Fig. 41) respecto de la fuerte pneumatización del oído.

En cuanto a los forámenes asociados a la región auditiva, se destaca la salida de la rama mandibular del nervio trigémino (V3), nervios del canal pterigoideo y posiblemente alguna derivación del sistema carotídeo (fisura esfenotimpánica de acuerdo a Gabbert [2004]). Al igual que en *R. equinus*, se ubica entre el extremo anterior de la bula timpánica y la fosa escafoides, y parece estar dividida en una apertura anteromedial y una fisura posterolateral, identificadas tentativamente como la fenestra piriforme y el foramen oval (Fig. 72). No es posible distinguir la salida de la *chorda tympani*, aunque probablemente se deba a problemas de preservación. Por detrás de ambas bulas se observan claramente los forámenes yugulares (pasaje de los nervios craneales IX, X y XI y de la vena yugular interna), y al igual que en las especies de *Rhynchippus*, se observa un canal que conecta el espacio extracraneano con el interior de la cavidad timpánica. Como se mencionó, probablemente corresponde al pasaje de la ACI, un dato no menor puesto que se interpreta como evidencia fuerte del recorrido intratimpánico de esta arteria.

Por detrás del proceso postglenoideo (visible en vista lateral y posterolateral) se observa el mae, de sección subcircular (Fig. 72). A partir del margen anterior del mae se origina la característica cresta meatal, la cual se extiende ventralmente como es típico de los Notoungulata. Ventralmente respecto del mae (y por detrás de la cresta meatal) se distingue el foramen estilomastoideo, mientras que anterodorsalmente se ubica el foramen suprimeatal. Por delante del proceso postglenoideo y casi sobre la pared posterior de la fosa glenoidea, se distingue el foramen postglenoideo, el cual transmite la vena emisaria capsuloparietal (o postglenoidea). Una particularidad que presenta MCNAM PV 4004 es otro pequeño foramen apenas por detrás del foramen postglenoideo. Los *slices* permiten observar que se comunica con el canal postglenoideo, por lo que se infiere que se trata de un foramen vascular a través del cual habría pasado algún elemento asociado a la vena emisaria capsuloparietal (Figs. 68 C y 72). Al igual que en *Puelia* y *Rhynchippus*, se observa con claridad el receso timpanohioideo, en posición posterolateral respecto de la bula y anterolateral respecto del proceso paraoccipital.

Petroso– La morfología general responde a lo mencionado para *Rhynchippus* y *Eurygenium* respecto de las estructuras que pudieron ser identificadas. En vista endocraneana (Fig. 73 A) sobresale una muy notoria cresta petrosa, proyectada ventromedialmente en forma de “puente”, constituyendo un proceso probablemente asociado a una osificación tentorial proporcionalmente más grande que lo observado en *R. equinus* y similar a lo mencionado para *E. latirostris*. El mai (pasaje del nervio facial y vestibulococlear) es bastante circular y su diámetro parece ser algo menor que el de *R. equinus* y *R. pumilus*. Lamentablemente la resolución y contraste de las tomografías impiden distinguir la cresta transversa, y por consiguiente, identificar los forámenes acústico superior e inferior. Por delante del mai se puede identificar un borde más o menos agudo correspondiente a la comisura prefacial. Dorsalmente respecto del mai no se observa una cresta o reborde que lo separe de la fosa subarcuata, como sí ocurre en *Rhynchippus* y *Eurygenium*. La fosa subarcuata es poco profunda y sus márgenes difusos (Fig. 73 A). No se observa la presencia de un canal petromastoideo, aunque como en el caso de otras estructuras delicadas, su presencia o ausencia debería ser corroborada mediante análisis por microtomografía.



**Fig. 73:** reconstrucción 3D del petroso derecho de *Mendozahippus fierensis* (MCNAM PV 4004) en vista endocraneana (A) y timpánica (B). Se incluye en B la reconstrucción de la arteria carótida interna (aci) y el recorrido hipotético de la arteria estapedial (astp).

*In situ* (Fig. 45 B), la observación del petroso en vista endocraneana permite identificar los surcos y canales asociados al seno venoso temporal (dorsalmente,

entre el petroso y el escamoso), sigmoideo (por detrás del petroso, entre éste y el occipital), y petroso inferior (entre el margen ventromedial del petroso y el margen lateral del basioccipital). Dorsalmente, los senos venosos temporales de ambos lados se comunican entre ellos a través del ya mencionado seno venoso diploico transversal, el cual podría corresponder al seno venoso transverso (Fig. 69). Posteroventralmente, el seno sigmoideo confluye con el seno petroso inferior en la vena yugular interna, la cual abandona la cavidad craneana a través del foramen yugular.

La superficie ventrolateral o timpánica (techo de la cavidad timpánica) no pudo ser reconstruida con el detalle logrado en *R. equinus* o *R. pumilus*. Sin embargo, se distingue con claridad un promontorio globoso e inflado, similar a lo mencionado para *Rhynchippus* y *Eurygenium*, aunque de menor tamaño en relación al total de la superficie timpánica (Fig. 73 B). Tanto el ala epitimpánica como el reborde medio (*medial flange*) están reconstruidos solo parcialmente, no por estar deteriorados en el espécimen sino por la dificultad para identificar en los *slices* el límite entre este elemento y el timpánico subyacente. Hacia el extremo posterodorsal del promontorio se identifican la fenestra vestibular (asociada al estribo) y la fenestra coclear (asociada a la membrana timpánica secundaria), cuyos contornos son aproximados y deberían explorarse mediante microtomografía. Una mayor resolución permitiría también señalar con precisión el recorrido del surco facial, pero considerando las similitudes que presenta con *R. equinus* y *R. pumilus*, sería esperable un recorrido también similar (Figs. 44 B, 51 D y 73 B).

#### Región occipital (occipucio)

La principal diferencia que presenta *M. fierensis* respecto de *Rhynchippus*, *Eurygenium* o *Puelia* (géneros en los cuales esta región se conoce con bastante detalle) es una mayor proyección caudal de la cresta nual. Sin embargo, esto debe considerarse con cautela ya que podría tratarse de una deformación tafonómica. Algo similar ocurre con los cóndilos occipitales, cuyo extremo caudal alcanza casi el nivel del inion. El foramen magnum es aproximadamente cuadrangular en vista posterior, y su margen anterior (constituido por el basioccipital) se proyecta mediante una notoria escotadura intercondilar. Por delante de la escotadura se distingue una cresta

en forma de quilla que se atenúa hasta desaparecer, similar a lo mencionado para otros géneros. Hacia la base de los cóndilos occipitales se observan los forámenes hipoglosales (o condilares), pasaje del nervio craneal hipoglosal (XII). Por detrás de las bulas auditivas (y recostados lateralmente) se ubican los proceso paraoccipitales, bien desarrollados y levemente dirigidos hacia adelante. Los extremos distales de ambos procesos están rotos (Fig. 72).

Un aspecto importante para mencionar es la exposición occipital del petroso, algo que se observa con claridad en *R. equinus*, pero que no suele ser un rasgo de fácil identificación ya que requiere una muy buena preservación. Si bien en MCNAM PV 4004 no se distingue a ojo desnudo, la observación a través de las tomografías y la reconstrucción 3D del petroso permiten apreciarlo (Fig. 72). Dorsomedialmente respecto de la exposición occipital del petroso (entre este y el supraoccipital) se distingue un foramen que por su ubicación y su aparente conexión intracraneana con el seno venoso temporal, se identifica tentativamente como el foramen posttemporal. La existencia de un foramen mastoideo no puede ser confirmada debido al sedimento adherido y a la dificultad para identificarlo en los *slices*, lo cual no implica que deba descartarse su presencia.

### 5.2.5 - *Pascualihippus* Shockey, 1997

**Especie tipo:** *Pascualihippus boliviensis* Shockey, 1997

**Taxones incluidos:** genero monotípico.

**Distribución geográfica y estratigráfica:** ver distribución de la única especie.

**Diagnosis-** Ver diagnosis de la única especie.

#### *PASCUALIHIPPUS BOLIVIENSIS* Shockey, 1997

**Holotipo:** MNHN Bol V 003642 (porción anterior del cráneo con casi toda la dentición, excepto por el M3 izquierdo y parte del derecho).

**Especímenes incluidos:** UF 149221 (I1-P4 izquierdos e I1-C, P3-4 y M3 derechos) y un espécimen de la Universidad de Princeton no catalogado e identificado con el número de campo "Salla 17017" (premaxilar con I1-2 izquierdos y derechos).

**Procedencia geográfica:** Pasto Grande, Salla, Bolivia.

**Procedencia estratigráfica:** Unidad 2 de los “estratos de Salla”, datados en 27,8 Ma ( $Ar^{40}/Ar^{39}$ ) (Kay *et al.*, 1995, 1998).

**Diagnosis ampliada**– La especie se reconoce por la siguiente combinación de caracteres: (1) incisivos superiores 1 y 2 alineados en un arco premaxilar recto, a diferencia de lo mencionado para el resto de los “Notohippidae”, (2) diámetro mesio-distal del I2 mucho mayor que el del I1, (3) I3 mucho más pequeño que los incisivos precedentes, (4) cingulo mesiolingual en el M1, (5) fuerte constricción del morro por detrás del P1, más acentuado que en *Eurygenium latirostris*, (6) márgenes laterales de los nasales proyectados anteriormente mediante procesos, (7) maxilar fuertemente excavado por delante del foramen infraorbital, similar a lo mencionado para *Mendozahippus fierensis* aunque más acentuado, y (8) notorio proceso facial a nivel de la raíz anterior del arco cigomático por encima del extremo mesial del M2.

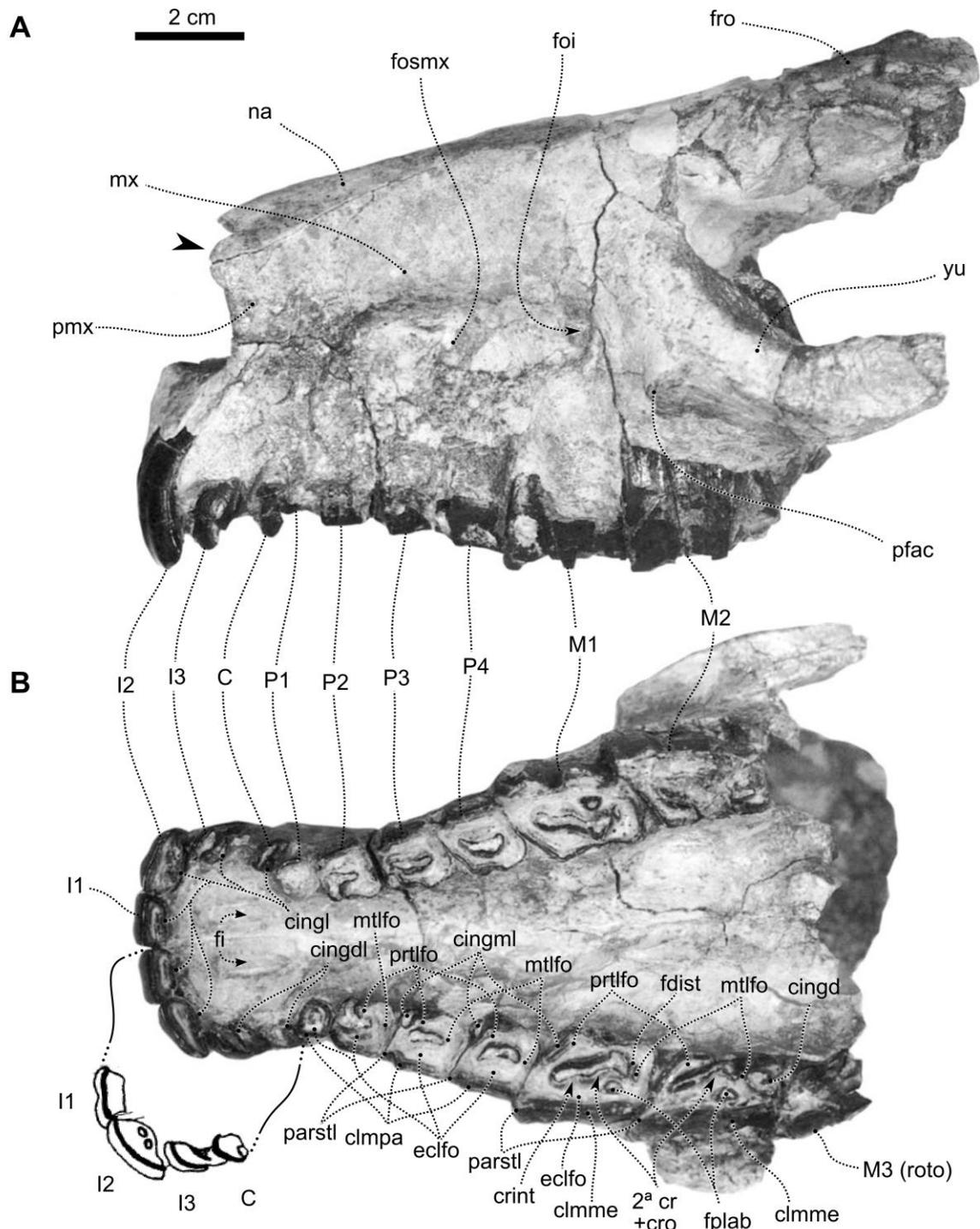
## Descripción

Debido al escaso registro fósil del taxón, la descripción estará limitada a la porción rostral, paladar y dentición superior, aunque se hará una breve referencia a algunas piezas de la dentición inferior mencionadas por Shockey (1997) y asignadas a *Pascualhippus* sp.

## Región nasofacial

Como se desprende de la diagnosis, el morro presenta algunas características que lo diferencian del resto de los géneros deseandenses. El arco premaxilar es bien transversal y el paladar presenta una fuerte constricción a nivel del P1 (Fig. 74 B). No se distingue con claridad la sutura premaxilo-maxilar (ya que el material está algo fracturado) pero sí se observa que los procesos nasales del premaxilar alcanzan los márgenes de los nasales. Los nasales son estrechos y alargados, en consonancia con lo mencionado para *Rhynchippus* y *Mendozahippus*, pero presentan dos procesos anterolaterales a nivel del contacto con los procesos ascendentes de los premaxilares (señalado con una flecha en la figura 74 A). Los extremos posteriores de los nasales están deteriorados y no se distingue una sutura naso-frontal. Los maxilares exhiben una superficie excavada por delante del foramen infraorbital (aquí referida simplemente como fosa maxilar) que recuerda en cierta manera al maxilar excavado

de *Mendozahippus*, aunque en el caso de *Pascualihippus* es mucho más acentuada y definida (Fig. 74 A).



**Fig. 74:** paladar y dentición superior de *Pascualihippus boliviensis* (MNHN Bol V 003642). Fotografías tomadas y editadas de Shockey (1997).

La forma de la órbita no puede observarse en su totalidad ya que solo se ha preservado la porción anterior. Sin embargo, en base a la morfología del yugal se infiere una forma aproximadamente circular y relativamente amplia, más próxima a lo mencionado para *Rhynchippus* que para *Eurygenium*. A nivel del margen anterior de la misma, entre ésta y la línea alveolar, destaca un fuerte proceso facial, apenas insinuado en *Eurygenium*, *Mendozahippus* o incluso *Rhynchippus*. La raíz anterior de los arcos cigomáticos no se expande lateralmente de manera acentuada (como sí ocurre en *E. latirostris*), dándole un aspecto menos robusto y similar a lo mencionado para *Rhynchippus* y *Mendozahippus*.

### Región palatal y dentición superior

El elemento más característico del paladar que diferencia a *P. boliviensis* de los “Notohippidae” descritos hasta el momento, es la constricción que presenta a nivel del P1, rasgo que se acentúa por la condición recta y transversal del arco premaxilar. Por detrás de dicha constricción, el paladar es bastante triangular y de proporciones similares a las de *Rhynchippus*, con las series molariformes claramente divergentes. Como lo mencionara Shockey (1997), el arco premaxilar recto, los I1 y 2 alineados y la constricción palatal a nivel del P1, recuerdan en cierta forma a lo observado en algunos Toxodontidae Nesodontinae como *Proadinotherium*. Los forámenes incisivos apenas se distinguen. Son más pequeños que los de *R. equinus* y ocupan una posición central, similar a lo mencionado para *Eurygenium*. La sutura premaxilo-maxilar no se distingue, como así tampoco la sutura maxilo-palatina ni los forámenes palatinos mayores. Hacia el extremo posterior del paladar se alcanza a distinguir la base de las crestas palatinas (o ectopterigoideas), aunque nada puede decirse de su forma y orientación.

**Dentición**– *Pascualihippus boliviensis* presenta una dentición lofodonte consistente con lo mencionado para el resto de los “Notohippidae” deseadenses. Los incisivos 1 y 2 están contenidos dentro del arco premaxilar transversal y casi recto (Fig. 74 B). Su cara labial es recta (e incluso levemente cóncava en vista oclusal) y presentan evidencias de un cingulo lingual. El diámetro mesio-distal del I2 es mucho mayor que el del I1. A diferencia de ellos, el I3 no está alineado dentro del arco premaxilar sino que se sitúa por detrás del I2, de manera tal que casi no sería visible

en vista frontal. Su tamaño es mucho menor que el de los incisivos 1 y 2, y a diferencia de estos, presenta una forma de “coma” en vista oclusal. Sobre su cara interna se observa un cingulo en posición distolingual, aunque probablemente sea homólogo al cingulo lingual de los incisivos anteriores (Fig. 74 B). El canino es similar al I3 pero más pequeño, y también exhibe un cingulo distolingual.

Los premolares son cuadrangulares en vista oclusal, a excepción del P1 que es más circular. Como es común, crecen en tamaño distalmente siendo el P1 mucho más pequeño que el resto. Solo se distingue en este último un ectolofio y una pequeña fosa central. EL P2 presenta un ancho ectolofio en continuidad con un metalofio que limita distalmente la fosa central. El protolofio no se conecta con el paralofio ya que la fosa central está abierta mesiolingualmente (Fig. 74 B). En el caso del P3, el protolofio sí se conecta con el paralofio cerrando la fosa central. Hacia la base del protolofio se observa un marcado cingulo mesiolingual. Sobre la cara labial se distingue con claridad la columna del paracono, por delante de la cual se observa un pequeño parastilo. El P4 es muy similar al P3, de mayor tamaño, con el protolofio más desarrollado y el cingulo mesiolingual más evidente (Fig. 74 B).

Los molares son mucho más grandes que los premolares, siendo el M2 el de mayor tamaño. El contorno de los molares es trapezoidal producto de un ectolofio mucho más largo y acentuado por un parastilo muy desarrollado, especialmente en el M2. A diferencia de otros “*Notohippidae*”, el M1 retiene el cingulo mesiolingual a nivel de la base del protolofio. Al igual que lo mencionado para *Rhynchippus*, *Eurygenium* y *Mendozahippus*, el margen labial de la fosa central muestra dos ondulaciones (proyecciones del ectolofio) interpretadas como la cresta intermedia (mesial) y la segunda cresta (distal respecto de la anterior). En el caso del M2, la fosa central está abierta lingualmente. Hacia el extremo distal del ectolofio se distingue una foseta posterolabial, originada a partir de la conexión del crochet con la segunda cresta. A nivel del metalofio se observa una foseta distal en el M1 y un cingulo distal en el M2. El M3 izquierdo falta por completo, mientras que solo se ha preservado parte del ectolofio en el derecho, el cual está desgastado solo en su extremo mesial. A pesar de estar partido, se puede observar la presencia de parastilo, probablemente tan desarrollado como en el caso del M2 (Fig. 74 B). En el caso del espécimen UF 149221, la preservación y desgaste del M3 impiden describir la pieza.

## Dentición inferior

Si bien Shockey (1997) no mencionó la existencia de restos fósiles de *Pascualhippus boliviensis* que conserven piezas de la dentición inferior, sí mencionó dos especímenes asignados a nivel de género; UF 149219 y UF 149224. El primero consiste en piezas superiores (P2-M2 derechos) e inferiores (i1 izquierdo y derecho, p2-3, m2-3 izquierdos) asociadas. El segundo consiste en los m2-3 derechos e izquierdos. El m2 del espécimen UF 149219 (menos desgastado) muestra un fléxido trigónido-talónido, que en el caso de UF 149224 (más desgastado) se ha convertido en fosétida. En ambos especímenes se observa la fosétida del entolófido y la fosétida posterior (figura 2 en Shockey [1997]). En el caso de UF 149219, esta fosétida está apenas cerrada, lo cual indica que en estadíos previos de desgaste habría constituido un fléxido.

En el caso de los m3 se observa un fléxido lingual a nivel del trigónido, un metalófido evidente separado del entolófido por un fléxido trigónido-talónido (que ha devenido en una fosétida trigónido-talónido en el espécimen UF 149224) y la presencia de la fosétida del entolófido. En el espécimen UF 149224 se observa una amplia depresión entre el entolófido y el hipolófido, que sin embargo no puede definirse como un fléxido. En el caso de UF 149219 sí parece haber un fléxido entohipolófido, aunque muy incipiente. Al no haber examinado los especímenes de primera mano y por no haber sido descritos por Shockey (1997), nada puede decirse respecto de la morfología de los premolares del espécimen UF 149219.

### 5.2.6 - *Patagonhippus* López *et al.*, 2010.

**Especie tipo:** *Patagonhippus canterensis* López *et al.*, 2010.

**Taxones incluidos:** *Patagonhippus canterensis* y *Patagonhippus dukei*, ambas descritas por López *et al.*, (2010).

**Distribución geográfica y estratigráfica:** provincia de Chubut, Argentina. Miembro Puesto Almendra Superior (Oligoceno superior) de la Formación Sarmiento.

**Diagnosis revisada-** El género se reconoce por la siguiente combinación de caracteres: (1) dentición lofodonte típica de los “Notohippidae” deseadenses, (2) molares inferiores con un marcado fléxido lingual entre el paralófido y el metalófido (fléxido del trigónido) similar a lo mencionado para *Rhynchippus* y *Mendozahippus*,

pero persistente aún en estadios de desgaste avanzado como en *Eomorphippus* y *Puelia*, (3) fléxido trigónido-talónido bifurcado, el cual deviene en una fosétida triangular en estadios avanzados de desgaste, y (4) extremo distal del talónido del m3 agudo y curvado levemente en dirección labial, similar a la condición observada en *Morphippus* y algunos Toxodontidae.

En la diagnosis original, López *et al.* (2010) incluyeron algunos caracteres de la dentición superior. Sin embargo, siendo que solo se conoce parte de la dentición superior para una de las especies del género (*P. canterensis*), se considera más apropiado mencionar en la diagnosis del género solo los caracteres que se puedan corroborar en ambas especies, es decir solo características de la dentición inferior. Por su parte, los caracteres referidos a la dentición superior se mencionarán en la diagnosis de *P. canterensis*. Si eventualmente se incrementara el registro para *P. dukei* y se incorporaran materiales que conserven elementos de la dentición superior, se podrían corroborar los elementos diagnósticos mencionados por López *et al.* (2010) y considerarlos a nivel genérico.

#### *PATAGONHIPPIUS CANTERENSIS* López *et al.*, 2010

**Holotipo:** MPEF PV 7087 (fragmento de maxilar con P2-M3 derechos y M2-3 izquierdos).

**Especímenes incluidos:** MPEF PV 5775 (P2-M1 izquierdo), MPEF PV 6112 (m2-3 izquierdos), MPEF PV 6120 (incisivo), MPEF PV 6136 (p4 izquierdo), MPEF PV 6138 (P1/2? derecho), MPEF PV 6239 (molar superior izquierdo), MPEF PV 6247 (p2 izquierdo), MPEF PV 6255 (fragmento mandibular con p4-m2), MPEF PV 6264 (fragmento mandibular derecho con p3-m3 y fragmento mandibular izquierdo con c-p1 y m3), MPEF PV 6272 (M1 derecho), MPEF PV 6617 (fragmento mandibular con dp4, m1-2 derechos m1 izquierdo), MPEF PV 6811 (premolar), MPEF PV 7501 (P4-M2), MPEF PV 7698 (fragmento mandibular con m1), MPEF PV 7720 (fragmento mandibular con m2-3 izquierdo), MPEF PV 7721 (lote de dientes), MPEF PV 7729 (fragmento mandibular), MPEF PV 7740 (sínfisis mandibular con piezas dentarias), MPEF PV 7742 (fragmento mandibular con piezas dentarias), MPEF PV 7743 (fragmento mandibular con piezas dentarias), MPEF PV 7746 (fragmento mandibular), MPEF PV 7762 (lote de dientes), MPEF PV 7775 (fragmento maxilar

derecho con M1), MPEF PV 7776 (incisivo superior), MPEF PV 7777 (fragmento mandibular) y MPEF PV 7834 (lote de dientes).

**Procedencia geográfica:** Gran Barranca, centro sur de Chubut, Argentina.

**Procedencia estratigráfica:** Miembro Puesto Almendra Superior (Oligoceno superior), Formación Sarmiento (López *et al.*, 2010).

**Diagnosis revisada**– La especie se reconoce por la siguiente combinación de caracteres: (1) tamaño comparable al de *Morphippus imbricatus*, *Mendozahippus fierensis*, *Eurygenium latirostris* o *Eurygenium pacegnum*, aproximadamente el doble del tamaño de *Patagonhippus dukei*, (2) P2 muy reducido, mucho más pequeño que el P3 (aproximadamente 50%) y con el protofo poco desarrollado, (3) columna del paracono muy acentuada en los premolares superiores, principalmente en el P3 y P4, (4) cingulo mesiolingual bajo por delante del protofo en premolares superiores, (5) cresta intermedia (primera cresta de acuerdo a López *et al.*, 2010) en M1 y M2 muy marcada, mucho más evidente que en las especies de *Eomorphippus*, *Rhynchippus*, *Eurygenium*, *Pascualhippus* y *Mendozahippus*, (6) fosa central en el M1 y M2 abierta lingualmente y (7) fosa central del M3 abierta distalmente.

#### *PATAGONHIPPIUS DUKEI* López *et al.*, 2010

**Holotipo:** MPEF PV 6127 (fragmento de hemimandíbula derecha con p1-m3).

**Especímenes incluidos:** el holotipo es el único espécimen referido a la especie.

**Procedencia geográfica:** Gran Barranca, centro-sur de Chubut, Argentina.

**Procedencia estratigráfica:** Miembro Puesto Almendra Superior (Oligoceno superior), Formación Sarmiento (López *et al.*, 2010).

**Diagnosis revisada**– La especie muestra una morfología oclusal idéntica a la de *P. canterensis*, siendo el tamaño (*P. dukei* es aproximadamente 50% más pequeña que *P. canterensis*) el único elemento sugerido para distinguirlas. Por este motivo, la descripción de las especies se realizará en forma conjunta en base a los especímenes asignados a *P. canterensis* y al único espécimen asignado por López *et al.*, (2010) a *P. dukei*.

## Descripción

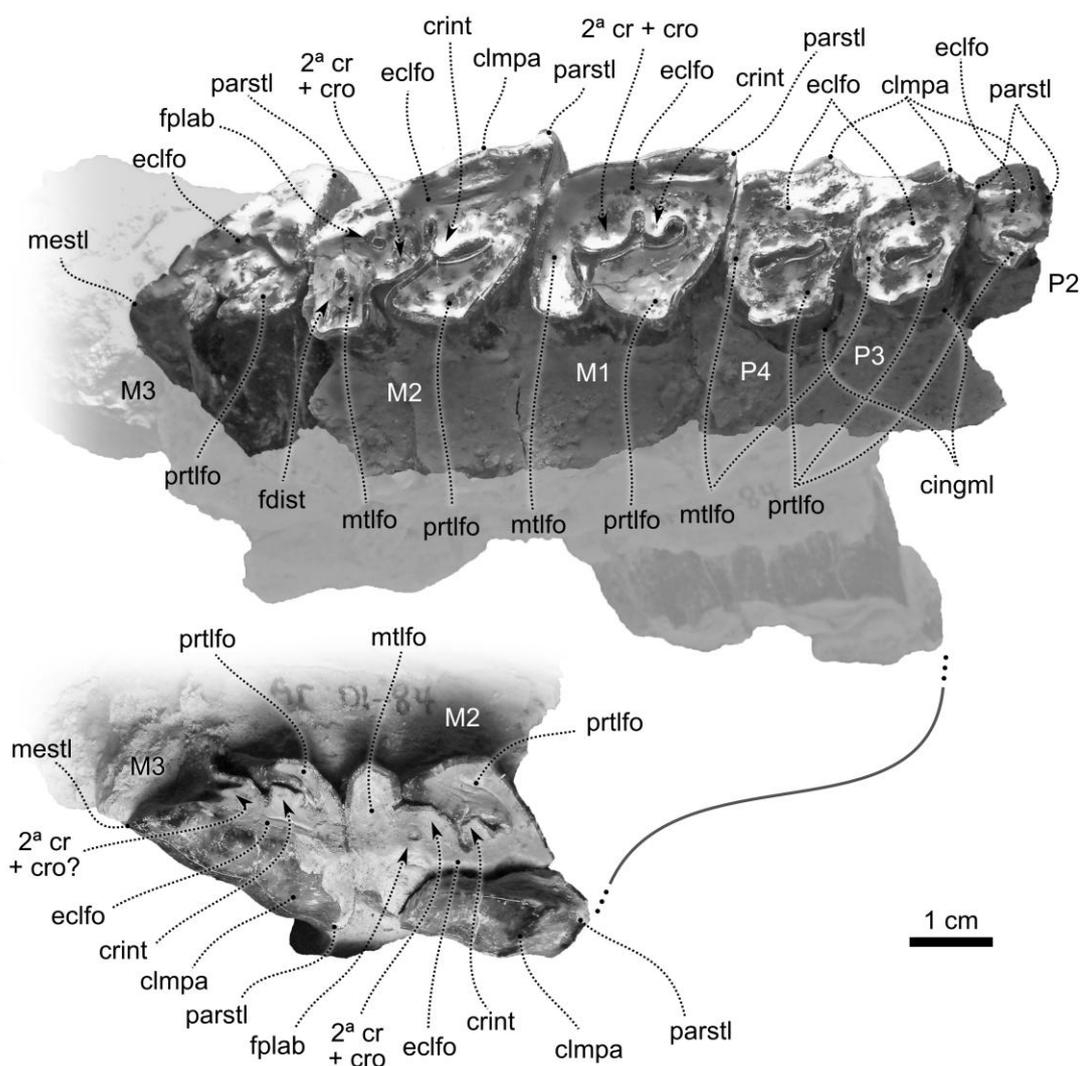
Como se mencionó, las especies de *Patagonhippus* solo se conocen a partir de restos maxilares y mandibulares en el caso de *P. canterensis*, y de un único fragmento mandibular en el caso de *P. dukei*. Lamentablemente los restos son muy fragmentarios, por lo que solo se ha podido describir la morfología de la dentición.

### Dentición superior

La dentición superior (solo conocida para *P. canterensis*) muestra un patrón lofodonte típico y un crecimiento prolongado de las piezas dentarias (hipsodoncia). No hay en el registro especímenes que permitan describir en detalle la dentición anterior, como así tampoco apreciar la forma del arco premaxilar ni la forma general del paladar. Los premolares se caracterizan por presentar la columna del paracono bien marcada, precedida por un pequeño parastilo (Fig. 75). Similar a lo mencionado para las especies de *Eurygenium*, el diámetro mesio-distal es menor que el labio-lingual, rasgo que se acentúa con el desgaste. El P2 del holotipo muestra un protolofa reducido que no se conecta con el paralofa, motivo por el cual la fosa central está abierta mesiolingualmente. En el caso del P3, el protolofa (que sigue siendo pequeño en relación al ancho ectolofa) sí se conecta con el paralofa (extremo mesial del ectolofa), cerrando de esta forma una fosa central alargada mesiodistalmente. Por su parte, el P4 muestra un protolofa también completo y mucho más masivo. Tanto en el P3 como en el P4 se distingue claramente un cíngulo mesiolingual bajo rodeando la base del protolofa (Fig. 75).

Los molares también muestran una morfología que guarda cierta semejanza a la de las especies de *Eurygenium*. La fosa central está abierta lingualmente y el extremo anterior se bifurca delimitando una cresta intermedia más marcada que en el resto de los “*Notohippidae*” deseadenses (Fig. 75). Tanto en el M1 como en el M2, se observa una segunda cresta (+crochet), que en el M2 ha delimitado una foseta posterolabial. A diferencia de los otros molares, el protolofa del M1 es bien masivo. El M2 en cambio se caracteriza por un protolofa menos desarrollado y un ectolofa alargado, acentuado por un parastilo bastante marcado, siendo su diámetro mesio-distal mucho mayor que el del M1. Además de la foseta posterolabial, también se observa claramente una foseta distal. Al igual que el resto de los “*Notohippidae*”

deseadenses, el hipolofa está fusionado con el extremo distal del ectolofa, constituyendo un metalofa transversal bien definido. El M3 es de contorno más triangular ya que prácticamente carece de hipocono. La fosa central está abierta distalmente, y aunque apenas insinuadas, parecen distinguirse la cresta intermedia y la segunda cresta. El protolofa está poco desarrollado (notable diferencia respecto de *Mendozahippus* y similar a lo que se observa en *Eurygenium*) y el extremo distal del ectolofa remata en un marcado metastilo (Fig. 75).



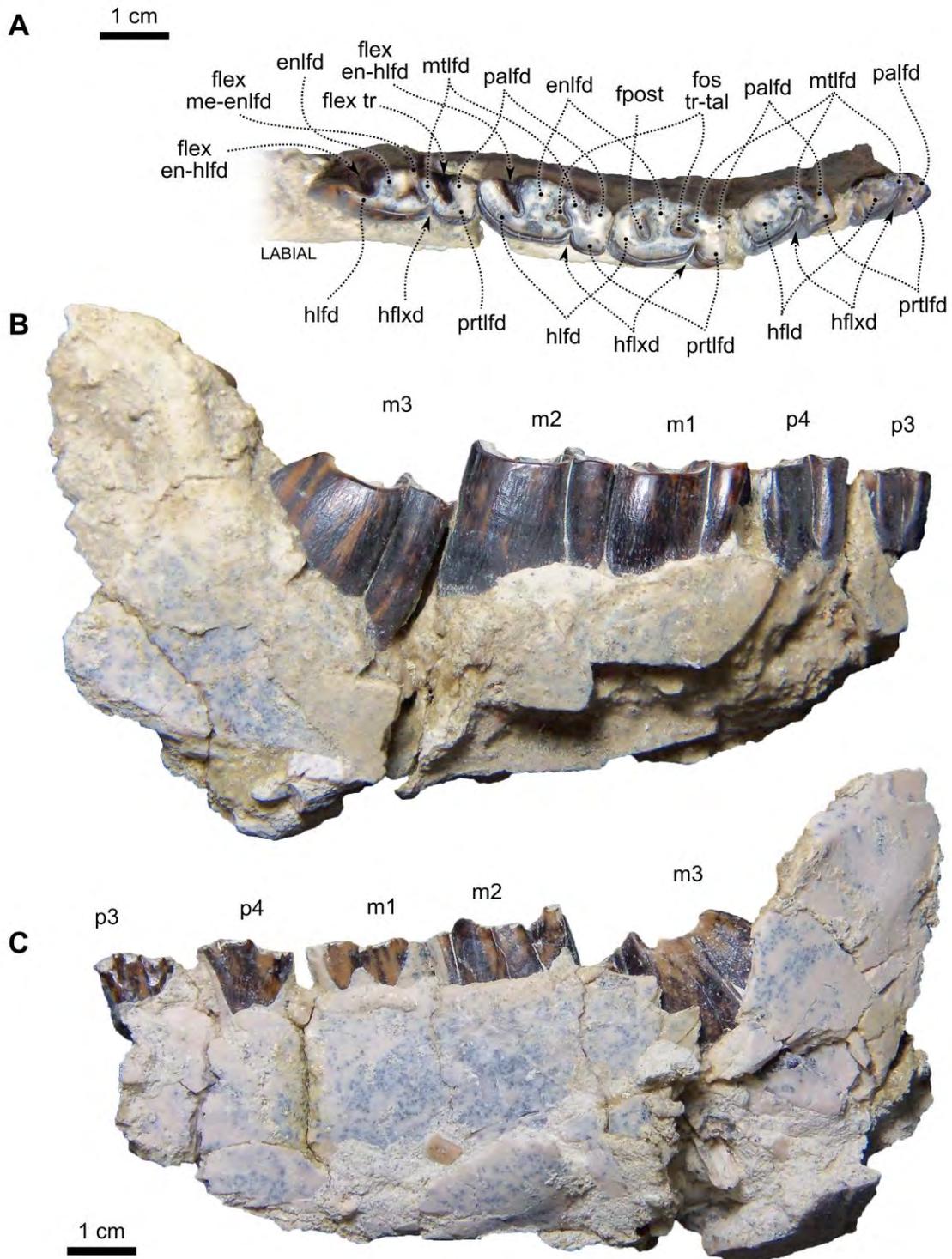
**Fig. 75:** dentición superior de *Patagonhippus canterensis* (MPEF PV 7087).

### Mandíbula y dentición inferior

Poco puede decirse de la morfología general de la mandíbula ya que solo se han conservado fragmentos de la rama horizontal y la base de la rama ascendente. El

cuerpo mandibular parece ser profundo, consistente con el carácter hipsodonte de la dentición (Fig. 76). Si bien está muy deteriorada, no parece observarse un surco milohioideo sobre la cara interna de la rama horizontal. La forma y profundidad de la fosa mandibular no puede apreciarse, como así tampoco la forma y disposición del proceso coronoides ni del cóndilo mandibular.

**Dentición**– Los incisivos y caninos inferiores no se han preservado o se registran de manera aislada o fragmentaria, impidiendo una descripción detallada o cualquier apreciación respecto de su inserción en la mandíbula. Por el contrario, tanto en *P. canterensis* como en *P. dukei*, sí se han preservado (y en posición) los premolares y molares (Figs. 76 y 77). El p1 y p2 (solo preservados en *P. dukei*) son muy similares (Fig. 77). El trigónido y el talónido están constituidos por una única cresta sinusoidal cuyo punto más alto corresponde al metalófido. El extremo mesial de la cresta corresponde posicionalmente con el paralófido, a partir del cual se origina una cresta labial que se curva distalmente a modo de protolófido incipiente (cresta del protocónido). El metalófido se continúa distalmente con el hipolófido, el cual constituye el único elemento reconocible a nivel del talónido. Así como el p1 y el p2 muestran similares morfologías, el p3 y el p4 también son muy parecidos, siendo este último el de mayor diámetro mesio-distal (Figs. 76 y 77). El trigónido y el talónido se distinguen con claridad, como así también los lófidos que los constituyen. Entre el trigónido y el talónido destaca un marcado hipofléxido, a diferencia del p1 y p2 en el que el trigónido y talónido están separados por una depresión sobre la cara labial de la pieza. Tanto en el p3 como en el p4, el hipolófido se proyecta lingualmente a través de un entolófido, que en el caso del espécimen MPEF PV 6264 (*P. canterensis*) constituyen un único gran lófido masivo producto del desgaste (Fig. 76). En el p4 del espécimen MPEF PV 6127 (*P. dukei*) parece observarse una fosétida a nivel del entolófido (Fig. 77).

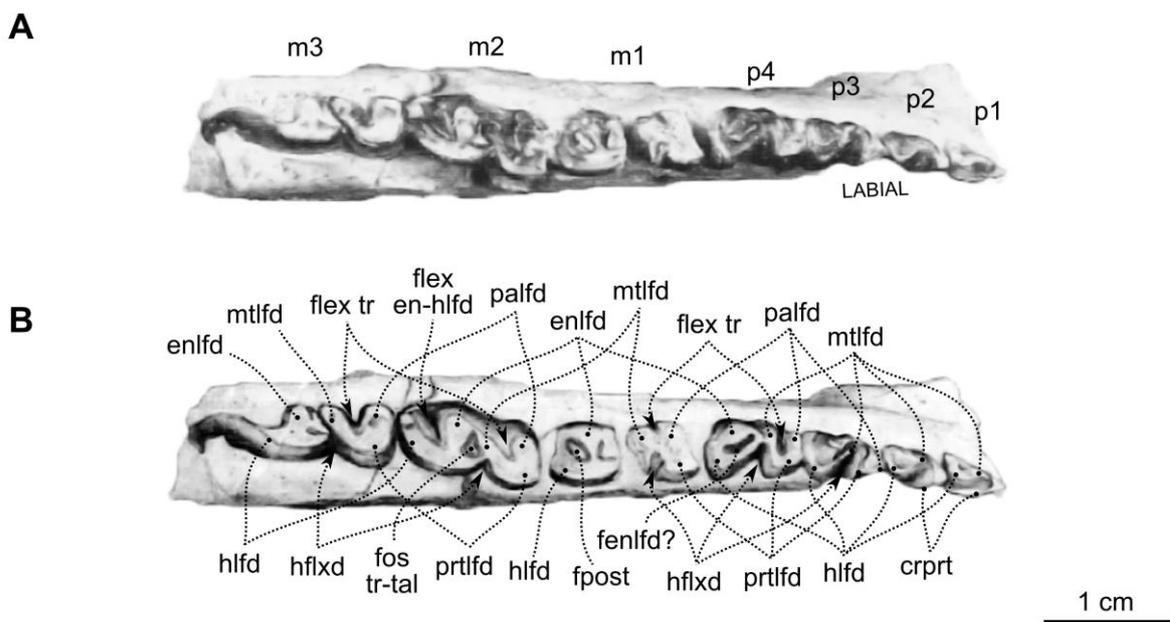


**Fig. 76:** mandíbula y dentición inferior de *Patagonhippus canterensis* (MPEF PV 6264) en vista oclusal (A), labial (B) y medial (C)

Los molares son mucho más grandes que los premolares, siendo el m3 el de mayor diámetro mesio-distal y el m2 el de mayor diámetro labio-lingual. El trigónido

permite distinguir con claridad un lófido transversal producto de la fusión del protolófido (labial) y el paralófido (lingual) y un metalófido oblicuo, muy similar a lo mencionado para *R. pumilus*. Entre el paralófido y el metalófido se observa un fléxido lingual muy marcado. A su vez, el extremo lingual del metalófido está separado del extremo lingual del entolófido por un fléxido trigónido-talónido que se ensancha y bifurca hacia el interior (Figs. 76 y 77). Con el desgaste, este fléxido bifurcado deviene en una fosétida trigónido-talónido de contorno aproximadamente triangular, algo que se puede ver con claridad en el m2 del espécimen MPEF PV 6264 (*P. canterensis*), pero que también se registra en el m2 del holotipo de *P. dukei* (MPEF PV 6127). Por su parte, el entolófido está separado del extremo distal del hipolófido por un marcado fléxido en el m2 de MPEF PV 6127 (*P. dukei*) mientras que, producto del desgaste, se ha cerrado (constituyendo una fosétida) en el m2 del holotipo de *P. canterensis*.

En el caso del m3 de MPEF PV 6127, el hipolófido (talónido) no se ha fusionado aún con el metalófido (trigónido), mientras que en MPEF PV 6264 están apenas conectados. El fléxido ento-hipolófido es amplio y responde más a una ondulación profunda sobre la cara lingual del talónido y no a la definición más estricta de fléxido. Como se mencionó en la diagnosis del género, el extremo distal del hipolófido es bien agudo y levemente recurvado, especialmente evidente en el holotipo de *P. dukei* (Figs. 76 y 77).



**Fig. 77:** dentición inferior de *Patagonhippus dukei* (MPEF PV 6127). Fotografía y dibujo tomados y editados de López *et al.* (2010).

### 5.2.7 - *Moqueguahippus* Shockey *et al.*, 2006

**Especie tipo:** *Moqueguahippus glycisma* Shockey *et al.*, 2006.

**Taxones incluidos:** genero monotípico.

**Distribución geográfica y estratigráfica:** ver distribución de la única especie.

**Diagnosis:** ver diagnosis de la única especie.

#### *MOQUEGUAHIPPIUS GLYCISMA* Shockey *et al.*, 2006

**Holotipo:** MUSM 348 (hemimandíbula izquierda con p1-3 y m2-3).

**Especímenes incluidos:** MUSM 676 (fragmento de premaxilar y maxilar izquierdos con I2-3, dC, C, dP1-2 y P2 muy deteriorados) y MUSM 964 (astrágalo izquierdo, porción distal del húmero, porción proximal del radio izquierdo, unciforme, metacarpal III izquierdo, extremo proximal de lo que parece ser el metacarpal II y dos falanges ungueales). Es importante destacar que la asignación del material craneano se hizo en función del tamaño y de la presencia de cemento, compatible con rasgos del holotipo. En el caso del material postcraneano, se hizo referencia a la asociación de los elementos óseos que componen el espécimen MUSM 964, pero no a los elementos que fundamentan su asignación a *M. glycisma*. Por este motivo, su asignación debe considerarse con reparo, al menos hasta que se encuentre material craneano o postcraneano asociado a elementos mandibulares.

**Procedencia geográfica:** Cerro Pan de Azúcar, Perú.

**Procedencia estratigráfica:** Formación Moquegua Superior (Oligoceno superior) (Shockey *et al.*, 2006), datada entre  $22,8 \pm 0,8$  y  $25,3 \pm 0,8$  Ma (Tosdal *et al.*, 1981).

**Diagnosis ampliada**– La especie se reconoce por la siguiente combinación de caracteres: (1) “*Notohippidae*” grande, de tamaño comparable (incluso algo mayor) al de las especies de *Eurygenium*, (2) arco premaxilar redondeado, similar a lo observado en *Rhynchippus equinus* y *Eurygenium pacegnum*, (3) premolares inferiores sin un hipofléxido marcado, (4) ondulación sobre la cara lingual en los premolares inferiores (al menos en el p2 y p3) en forma de amplia invaginación, diferente a la forma típica del fléxido meta-entolofido observado en otros “*Notohippidae*” deseádenses, y (5) presencia de cemento en los premolares y molares inferiores, similar a la condición observada en *Notohippus* y *Argyrohippus* (ver más adelante).

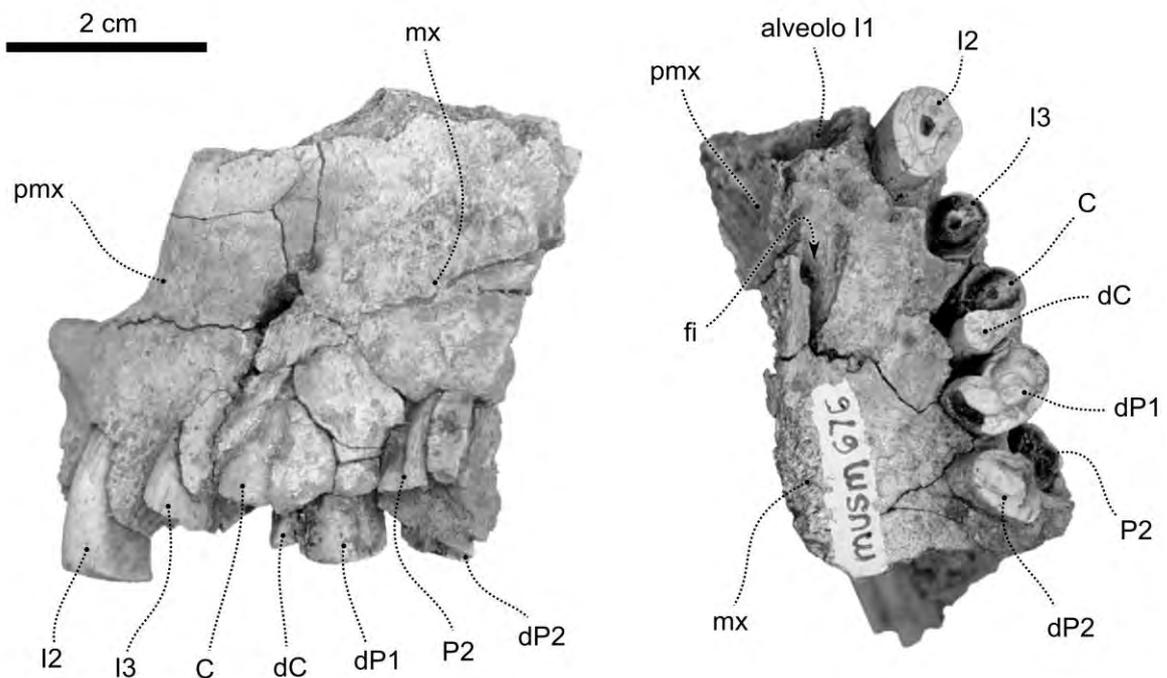
Shockey *et al.* (2006) mencionaron la ausencia de la fosétida del entolófidio. Sin embargo, siendo que el holotipo (único material que conserva parte de la dentición inferior) muestra un desgaste relativamente avanzado, se ha preferido no incluir esta característica en la diagnosis.

## Descripción

La especie solo se conoce a partir de escasos elementos postcraneanos, un fragmento de premaxilar y maxilar con algunas piezas de la dentición superior, y una hemimandíbula relativamente bien preservada (holotipo), siendo esta última el elemento más informativo.

### Región palatal y dentición superior

Poco puede decirse del paladar debido al carácter fragmentario del espécimen MUSM 676 (Fig. 78). El arco premaxilar parece ser en forma de “U”, similar a lo mencionado para las especies de *Rhynchippus*, aunque a diferencia de ellas, los forámenes incisivos son más pequeños. La sutura premaxilo-maxilar se distingue parcialmente entre el canino y el extremo distal del foramen incisivo.



**Fig. 78:** restos craneanos (MUSM 676) asignados a *Moqueguahippus glycisma* por

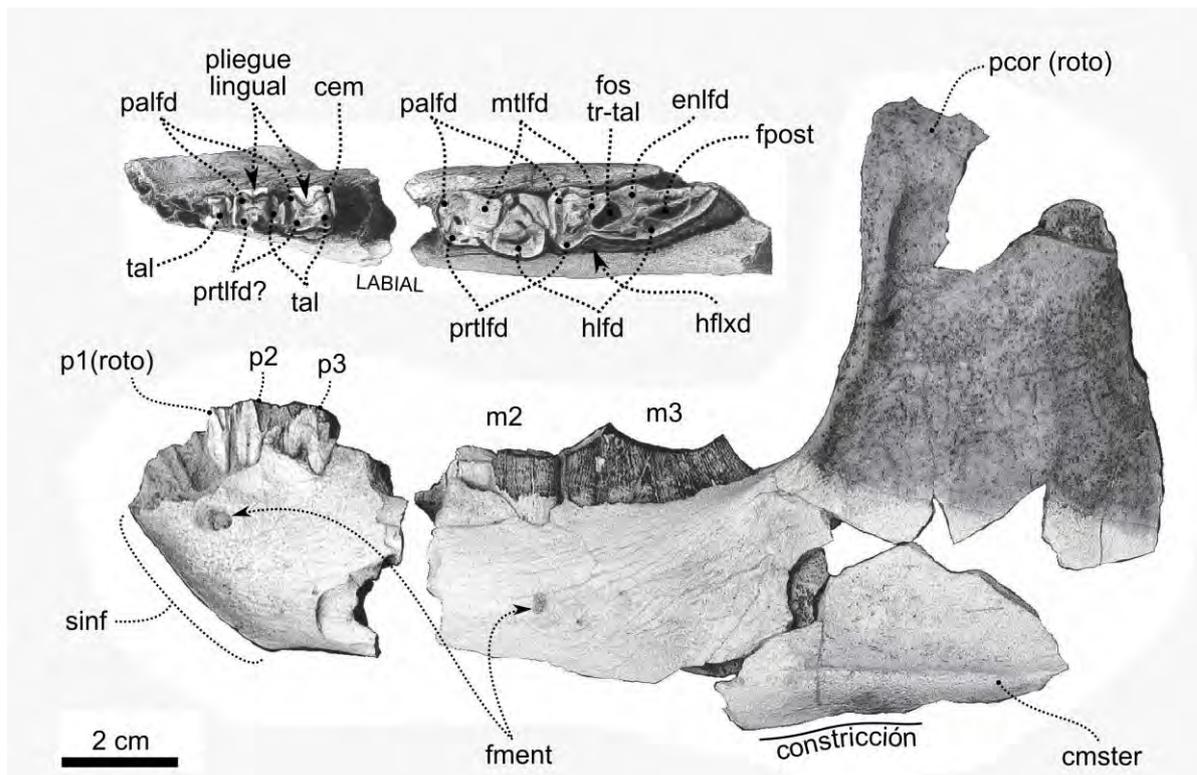
**Dentición**– Solo se conoce la serie I2-3, C/dC, dP1, P2/dP2. Lamentablemente, el desgaste de las piezas deciduas y la mala preservación de la dentición definitiva (solo se han preservado las raíces y la porción basal), impide la descripción de la morfología oclusal (Fig. 78). En el caso de los incisivos, las porciones conservadas del I2-3 y el tamaño del alveolo del I1 sugieren que el I3 sería el incisivo más pequeño. Por su parte, el dP1 parece ser más grande que el canino (al menos en relación al dC) y que el P2, algo poco frecuente en los “*Notohippidae*”, cuyos premolares crecen en tamaño distalmente. Respecto de su contorno en vista oclusal, Shockey *et al.* (2009) lo definió como “reniforme”. Las porciones que se han conservado de las coronas (próximas a las raíces) permiten notar la presencia de cemento, similar (aunque constituyendo una capa más delgada) a lo observado en los “*Notohippidae*” postdeseadenses (ver más adelante).

#### Mandíbula y dentición inferior

La mandíbula es profunda y robusta, más profunda que la de las especies de *Rhynchippus* y *Eurygenium*. Si bien está algo deteriorada, el borde ventral parece ser levemente curvo en vista lateral. Se distingue con claridad un foramen mentoniano a nivel del p1, próximo a la línea alveolar, mientras que parece distinguirse otro a nivel del extremo distal del m2 (Fig. 79). La sínfisis es bastante recta en vista lateral y se extiende aproximadamente hasta la altura del p2. El ángulo mandibular es amplio, su borde externo está bien delimitado por una notoria cresta masetérica y está precedido por una suave constricción preangular. Por su parte, el margen anterior de la rama ascendente está acentuado por una cresta que se origina por detrás del m3 y remata en el proceso coronoides, el cual está roto y solo se ha conservado su base. El cóndilo mandibular falta casi por completo, por lo cual no puede precisarse su altura ni su forma. Tampoco puede describirse la anatomía de la cara interna de la hemimandíbula debido al deterioro que presenta el material.

**Dentición**– Solo se han conservado el p1 (parte del talónido), p2-3 y m2-3. No se han preservado los incisivos ni caninos, aunque la disposición y orientación de los alveolos permiten inferir una orientación procumbente, similar a lo mencionado para el resto de los “*Notohippidae*”. Como se mencionó en la diagnosis, presentan una capa

de cemento cubriendo las superficies labiales y linguales. Si bien en los molares parece no estar presente, es probable que se deba a problemas de preservación. La capa de cemento es bien notoria en los premolares, aunque algo más delgada que en *Argyrohippus* y *Notohippus*, géneros caracterizados por presentar una muy gruesa capa de cemento recubriendo sus coronas.



**Fig 79:** mandíbula y dentición inferior de *Moqueguahippus glycisma* (holotipo) en vista oclusal y lateral. Dibujo tomado y editado de Shockey *et al.* (2009).

Aunque las piezas presentan un estado de desgaste relativamente avanzado, los premolares (principalmente el p2-3, los cuales están completos) presentan una morfología oclusal bastante particular. A diferencia de los géneros descritos hasta el momento, el margen labial carece de un hipofléxido marcado (o al pliegue homólogo al hipofléxido de los molares) y de la cresta a nivel del protolófido que en general lo precede. Esta condición le confiere un aspecto simplificado bilobulado, en el cual el lóbulo anterior corresponde al trigónido y el posterior al talónido. Si bien el desgaste probablemente acentúe esta particularidad, especímenes muy desgastados de *Rhynchippus equinus* (Fig. 37 B) o *Eurygenium pacegnum* (Fig. 66), permiten igualmente inferir un hipofléxido marcado. Lingualmente, a nivel del pliegue que separa el trigónido del talónido, la capa de cemento exhibe su mayor espesor. El

material está roto a nivel del p4-m1, y solo se ha preservado parte de sus alveolos, mientras que el m2 y el m3 están completos (Fig. 79).

La proporción de tamaños de los molares recuerda en gran medida a los de *Eurygenium pacegnum* y *Morphippus imbricatus*, en los que el diámetro mesio-distal del m3 es mucho mayor que el del m2. Sin embargo, y a diferencia de éstos, el m2 muestra un aspecto bilobulado, con un hipofléxido apenas insinuado y un trigónido apenas menor que el talónido. Tanto los lófidos del trigónido (paralófido, protolófido y metalófido) como los del talónido (hipolófido y entolófido) están fusionados, probablemente debido al desgaste. El m3 en cambio muestra una morfología comparable a la de otros "Notohippidae", caracterizada por un talónido mucho más largo que el trigónido, separados ambos por un marcado hipofléxido (Fig. 79). Si bien los lófidos del trigónido están fusionados, su contorno aproximadamente triangular permite inferir las áreas de la superficie oclusal correspondientes a cada uno. El extremo distolingual del metalófido se ha fusionado con el extremo mesiolingual del entolófido, demarcando una notoria fosétida trigónido-talónido. Como lo señalaran Shockey *et al.* (2006), carece de fosétida del entolófido persistente, aunque la posible influencia del desgaste sugiere considerarlo con precaución. Distalmente, en posición lingual respecto del hipolófido, se observa una fosétida alargada que probablemente corresponde a la fosétida posterior.

### 5.2.8 - *Argyrohippus* Ameghino, 1902

**Especie tipo**<sup>3</sup>: *Argyrohippus boulei* (Ameghino, 1902).

**Taxones incluidos:** *Argyrohippus boulei* (Ameghino, 1902) y *A. praecox* (Patterson, 1935). La especie *A. fraterculus*, descrita como una de las dos especies originales del género (Ameghino, 1902), fue considerada en el catálogo inédito de Patterson (1952) como sinónimo de *A. boulei*, algo que ya había sido sugerido al momento de la descripción de *A. praecox* (Patterson, 1935).

---

<sup>3</sup> Simpson (1932) propuso designar a *A. fraterculus* como especie tipo. Sin embargo, en la descripción original del género, Ameghino (1902) describió primero a *A. boulei*, y posteriormente describió a *A. fraterculus* a partir de las diferencias que observó entre esta especie y la precedente. Por su parte, Patterson (1952, catálogo inédito) consideró a *A. fraterculus* (junto a *Stilhippus*, *Pseudhippus* y *Perhippidion*) como sinónimos de *A. boulei*. Por este motivo, se considera aquí a *A. boulei* como especie tipo para el género.

**Distribución geográfica y estratigráfica:** Argentina (sureste de Chubut y noreste de Santa Cruz). Formación Sarmiento (Oligoceno superior) y Formación Santa Cruz (Mioceno inferior).

**Diagnosis ampliada**– Las especies del género se reconocen por la siguiente combinación de caracteres: (1) coronas altas y cubiertas por una gruesa capa de cemento, más gruesa que en *Moqueguahippus*, (2) arco premaxilar semicircular y relativamente ancho, similar a lo mencionado para *Eurygenium*, (3) caninos superiores ausentes o vestigiales, (4) amplio diastema por detrás del I3, (5) primer premolar (superior e inferior) ausente o muy reducido en comparación con el segundo premolar, (6) cingulo distolingual alto (bien circular y casi escindido del resto de la superficie oclusal) en los premolares superiores (al menos en el P3 y P4), pero que desaparece rápidamente con el desgaste, (7) incisivos inferiores procumbentes e isodiamétricos, similar a lo observado en *Eurygenium* pero con la cresta longitudinal lingual más marcada (al menos en el caso de *A. boulei*), especialmente hacia el extremo oclusal de la corona, (8) canino inferior incisiviforme y alineado con los incisivos, (9) marcado fléxido lingual a nivel del trigónido de los molares inferiores, (10) fléxidos (trigónido-talónido y ento-hipolófidio) bien marcados en los molares inferiores, los cuales pueden devenir en fosétidas en estadios avanzados de desgaste, y (11) fosétida del entolófidio, similar a lo mencionado para *Rhynchippus* y *Mendozahippus*.

Ameghino (1902) mencionó algunos elementos diagnósticos del postcráneo (cuerpo del astrágalo “menos oblicuo”, polea articular más excavada con la cabeza articular más corta y con un principio de faceta articular para el cuboides). Sin embargo, estos rasgos deberían ser evaluados comparativamente junto al resto del material postcraneano conocido para otras especies de “*Notohippidae*”, algo que como se anticipó, no será desarrollado en esta tesis.

Finalmente, es oportuno mencionar que no se encontraron elementos diagnósticos que permitan diferenciar a *Argyrohippus* de *Coresodon* (Ameghino, 1895), por lo que es muy probable que se trate de un caso de sinonimia<sup>4</sup>. Los

---

<sup>4</sup> Bajo la hipótesis de sinonimia, el principio de prioridad (Artículo 23 del Código de Internacional de Nomenclatura Zoológica) indica que *Coresodon* (más antiguo) debería prevalecer por sobre *Argyrohippus*, a pesar de que, a criterio de quien escribe, este último constituye el nombre predominante. Si bien no se cumplen los requisitos para proponer la inversión de procedencia (artículo 23.9), el Código permite (de acuerdo al Artículo 81, Uso del Poder Plenario) poner a consideración el uso del nombre predominante si este promueve estabilidad y evita confusión. Sin

especímenes examinados y asignados originalmente a *Coresodon scalpridens*, han sido reasignados a *Argyrohippus*, algunos de ellos a nivel específico (ver a continuación) y otros simplemente a nivel genérico (Apéndice 10.1). Llamativamente, casi no hay referencias al respecto en la bibliografía, a excepción de Zucol *et al.*, (2008). Sin embargo, por tratarse de una publicación de corte netamente paleoambiental, no se dieron detalles al respecto. En el caso de *Coresodon cancellatus* (representada por el espécimen único MACN A 52-566), fue considerada por Billet *et al.* (2008) como sinónimo del Mesotheriidae *Trachytherus spegazzinianus*.

#### ARGYROHIPPIUS BOULEI Ameghino, 1902a

**Lectotipo:** MACN A 52-12 (porción de hemimandíbula derecha con i3-c, p2-m3 [solo las raíces de p2, p4 y m1], y fragmento de hemimandíbula izquierda con p4-m3).

**Especímenes incluidos:** MACN A 52-14 (fragmento de maxilar izquierdo con P3-4), MACN A 52-17 (hemimandíbula derecha casi completa y sínfisis con gran parte de la dentición, "lectotipo" del sinónimo *A. fraterculus*), MACN A 52-18 (fragmento de maxilar izquierdo con P2-4 y fragmento de maxilar derecho con P4-M3), MACN A 52-19 (M1 izquierdo), MACN A 52-20 (M2 derecho), MACN A 52-21 (fragmento de maxilar derecho con P3-M1), MACN A 52-22 (M3 derecho), MACN A 52-25 (fragmento de maxilar derecho con P4-M3, calco), MACN A 52-26 (P2 derecho), MACN A 52-27 (fragmento mandibular con p2-m3 derechos y p3-m3 izquierdos, "lectotipo" del sinónimo *Pseudohippus tournoueri*), MACN A 52-28 (fragmento de premaxilar y maxilar con alveolos de I1-2, P1, y premolares deteriorados aislados), MACN A 52-29 (M3 izquierdo, holotipo del sinónimo *Stilhippus deterioratus*), MACN A 52-30 (M3 izquierdo, holotipo del sinónimo *Perhippidion tetragonoides*), MLP 54-VIII-16-20 (m3 derecho), FMNH P 14705 (M1 y M3 izquierdos), AMNH FM 29685 (cráneo bastante reconstruido con material artificial y con la dentición completa y bien preservada [falta región occipital y basicráneo completo]), y AMNH FM 29731 (fragmento de hemimandíbula derecha con sínfisis y p2-m3, fragmento de hemimandíbula izquierda con p4-m3, parte del basicráneo, fragmentos dorsales del

---

embargo, la resolución de problemas nomenclaturales complejos no constituye un objetivo primario de esta tesis, lo cual no tiene implicancias en la definición de las OTUs (siglas en inglés de Unidad Taxonómica Operacional) ni su tratamiento como tal en el análisis filogenético.

cráneo muy deteriorados [posiblemente fragmentos de nasales, frontales y parietales], gran parte del paladar con P1 [roto]-M3 derechos e izquierdos).

Los especímenes MACN A 52-13 (fragmento de premaxilar con raíces de incisivos), MACN A 52-15 (I1 derecho e izquierdo), MACN A 52-16 (incisivo superior), MACN A 52-23 (incisivos superiores aislados) y MACN A 52-86 bis (astrágalo y trozos distales de tibia y fibula), están mencionados en el listado de especímenes (Apéndice 10.1) como *Argyrohippus* sp. o como cf. *Argyrohippus* sp., aún cuando han sido históricamente referidos a *A. boulei* o a su sinónimo *A. fraterculus* (Ameghino, 1902a; Patterson, 1952 [inédito]). Por tratarse de piezas de la dentición anterior (poco informativas [en este caso] desde el punto de vista sistemático), o por su deterioro y carácter fragmentario, no es posible corroborar la presencia de varios de los elementos diagnósticos del género o de la especie, siendo este el motivo por el cual no se los incluye en el hipodigma.

**Procedencia geográfica:** Gran Barranca, sureste de Chubut, Argentina.

**Procedencia estratigráfica:** Miembro Colhue-Huapi (Mioceno inferior) de la Formación Sarmiento<sup>5</sup>.

**Diagnosis revisada**– La especie se reconoce por la siguiente combinación de caracteres: (1) morro angosto que se ensancha notablemente a nivel del extremo anterior de las órbitas, aunque no debido exclusivamente a una expansión de la raíz anterior de arcos cigomáticos (como en el caso de *Eurygenium*) sino a un ensanchamiento general que también se manifiesta dorsalmente mediante la expansión lateral de los frontales, (2) órbitas comparativamente más grandes que en el resto de los “*Notohippidae*” conocidos, delimitadas por un anillo orbital más marcado, (3) cresta facial más acentuada, delimitando una fosa entre ésta y el borde dorsal de la raíz anterior del arco cigomático, a diferencia de *A. praecox*, en el que esta fosa está ausente o apenas insinuada, (4) gran foramen infraorbital y muy próximo a la órbita, a diferencia de *A. praecox* en el que parece ubicarse más alejada.

---

<sup>5</sup> Los especímenes FMNH P 13486 (mencionado como hipodigma de *A. praecox* [Patterson, 1935]), MACN A 52-7 al -9 (identificados como *C. scalpridens* en la colección Ameghino) provienen de la localidad La Flecha, noreste de Santa Cruz, Argentina. Sin embargo, exhiben una morfología oclusal más afín a la especie *A. boulei*, por lo que son considerados aquí (de manera tentativa) como *Argyrohippus* cf. *A. boulei*. Lamentablemente, se trata de materiales bastante fragmentarios, y en el caso de los especímenes de la Colección Ameghino, de procedencia dudosa. Si bien la evidencia no es suficiente para proponer una ampliación geográfica y estratigráfica de la especie, sí permite plantearlo como probable, a la espera de que nuevos hallazgos lo confirmen.

## ARGYROHIPPIUS PRAECOX Patterson, 1935

**Holotipo:** FMNH P 13334 (fragmento de premaxilar izquierdo con M2-3, fragmento de maxilar derecho con P2-M3, hemimandíbula izquierda [rama horizontal] y sínfisis con p2-m3).

**Especímenes incluidos:** solo el holotipo. Patterson (1935) mencionó también a los especímenes FMNH P 13475 (p4-m2 izquierdos), FMNH P 13486 (fragmento de maxilar derecho con M1-3) y FMNH P 14697 (m1-3 izquierdos). Sin embargo, FMNH P 13486 muestra gran similitud con algunos de los especímenes asignados a *A. boulei*, por lo que es considerado aquí como *Argyrohippus* cf. *A. boulei*. Por su parte, FMNH P 13475 y FMNH 14697 resultan difíciles de asignar a nivel específico, ya que por su desgaste, no pueden compararse detalladamente con el holotipo. Por este motivo, son considerados aquí como *Argyrohippus* sp.

**Procedencia geográfica:** La Flecha, noreste de la provincia de Santa Cruz, Argentina.

**Procedencia estratigráfica:** niveles de EM Deseadense (Oligoceno superior) de la Formación Sarmiento.

**Diagnosis revisada**– La especie se diferencia de *A. boulei* por los siguientes caracteres: (1) cresta facial poco acentuada, la cual no delimita una fosa entre ésta y el borde dorsal de la raíz anterior del arco cigomático, (2) foramen infraorbital más pequeño y separado del borde de la órbita por una distancia mayor que en *A. boulei*, y (3) superficie oclusal de los molares superiores (especialmente el M2) más reducida respecto de las dimensiones a nivel de la base de la corona (aunque este rasgo podría verse afectado por el desgaste).

En la diagnosis original, Patterson (1935) planteó también diferencias de tamaño, pero como se mencionará a continuación, tal diferencia no parece ser clara ni sustentada por un número de ejemplares suficiente.

### Descripción

Por tratarse de especies muy similares, y siguiendo el mismo criterio que en el caso de *Puelia* y *Patagonhippus*, las especies del género se describirán de manera conjunta. La mayoría de los ejemplares corresponden a *A. boulei* (o a su sinónimo *A. fraterculus*) y si bien hay material postcraneano (muy escaso), la descripción se restringirá a los elementos craneanos conservados. En general se trata de restos de la

porción rostral y del paladar, piezas dentales sueltas y hemimandíbulas bien preservadas y con gran parte de la dentición. En el caso de AMNH FM 29731, se identifican algunos elementos del basicráneo, aunque sumamente deteriorados. El aspecto general del cráneo solo puede apreciarse a partir de un único espécimen (AMNH FM 29685), aunque con cierta cautela puesto que se trata de un cráneo muy reconstruido (Fig. 80). La principal diferencia respecto de las especies mencionadas hasta el momento es su morro angosto y más pequeño en relación al resto del cráneo, que junto al gran tamaño de las órbitas, le confiere un aspecto muy característico.

### Región nasofacial y dorsal

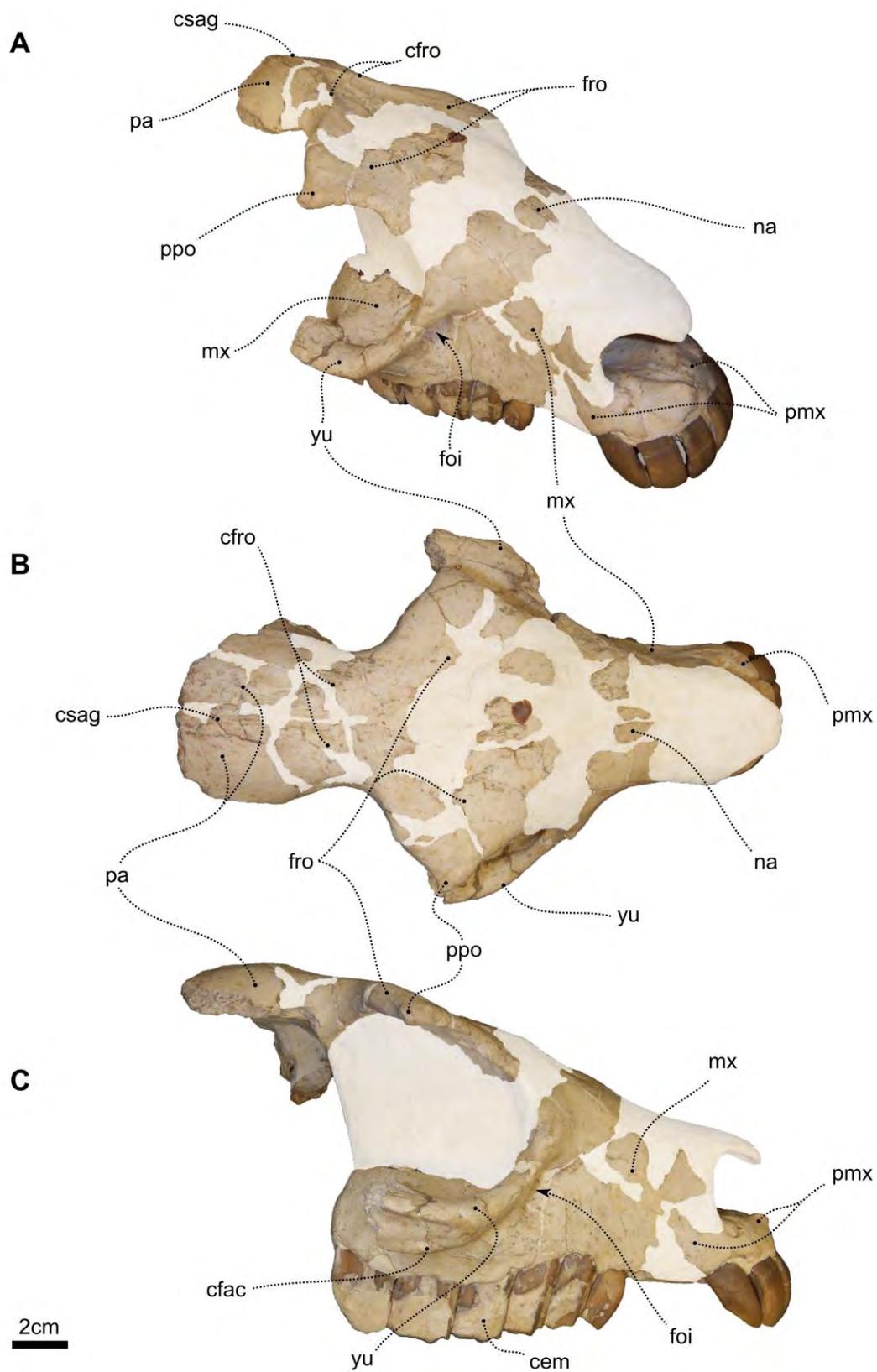
El espécimen AMNH FM 29685 (*A. boulei*) es el único que permite apreciar parte de la morfología dorsal del cráneo. Solo la base de los premaxilares se ha conservado, mientras que los procesos ascendentes faltan casi por completo. Tampoco se han preservado los nasales (toda la porción dorsal del morro está reconstruida con material artificial) pero por el tamaño reducido del hocico, es probable que se trate de elementos comparativamente más pequeños que en los géneros mencionados hasta el momento. Solo se han preservado pequeños fragmentos que lamentablemente no son suficientes para lograr una aproximación respecto de su forma (Fig. 80).

Los maxilares también están bastante deteriorados y muy reconstruidos. Sin embargo las porciones conservadas sí permiten inferir su forma. Al igual que en el resto de los “Notohippidae”, constituyen gran parte del morro, las paredes de la cavidad nasal y del paladar secundario. En el caso de AMNH FM 29685 (*A. boulei*) se observa un gran foramen infraorbital justo por delante y debajo de la órbita (a la altura del P4) y totalmente orientado hacia adelante, de manera tal que casi no se distingue en vista lateral. Patterson (1935) mencionó que en *A. praecox*, los forámenes infraorbitales son más pequeños y están más alejados de la órbita en comparación con lo observado en *A. fraterculus* (sinónimo de *A. boulei*). El espécimen FMNH P 13334 (*A. praecox*) conserva parte del maxilar y de la raíz anterior del arco cigomático, y efectivamente este foramen parece estar más alejado del borde de la órbita. Sin embargo, y a pesar de que Patterson (1935) lo hizo, resulta difícil cuantificarlo a través de una medida ya que no es posible apreciar el foramen

infraorbital (y la raíz anterior del arco cigomático) en contexto. Esto dificulta definir con precisión dicha medida en FMNH P 13334 (*A. praecox*), algo que sí puede hacerse en AMNH FM 29685 (*A. boulei*). La apertura posterior del corto canal infraorbital se ubica bien adelante dentro de la cavidad de la órbita.

Los frontales son grandes, planos y expandidos lateralmente. Su aspecto es más robusto que en el resto de los “Notohippidae”, aún cuando los procesos postorbitales son más pequeños. Su deterioro impide distinguir las suturas naso-frontal y fronto-parietal, como así tampoco la ubicación y tamaño de los forámenes supraorbitales. Las crestas frontales son casi indistinguibles, mucho menos notorias que en el resto de los “Notohippidae”. Como se mencionó en la diagnosis, el morro angosto y los frontales anchos y robustos que acompañan el ensanchamiento del cráneo a nivel de los arcos cigomáticos le confieren un aspecto muy particular, principalmente en vista dorsal (Fig. 80 B). Estas apreciaciones solo pueden referirse a *A. boulei*, ya que no existen restos fósiles de *A. praecox* en los que se hayan preservado elementos dorsales del cráneo.

Los parietales, al igual que en otros géneros, son levemente convexos y pequeños en relación a los frontales, producto de una marcada constricción postorbital. Entre ambos parietales (a nivel de la sutura interparietal) se distingue una cresta sagital muy suave, mucho menos desarrollada que en el resto de los “Notohippidae”. Los extremos posteriores y laterales de ambos parietales están deteriorados, por lo cual no puede describirse su contacto con el occipital ni con el escamoso, como así tampoco la presencia y disposición de los forámenes de la región temporal. A diferencia de lo descrito para las especies mencionadas hasta el momento que conservan esta región, el punto más alto del cráneo parece registrarse a nivel de los parietales. Sin embargo, esta apreciación es relativa puesto que al tratarse de un material muy reconstruido (en el que incluso se observa una marcada asimetría), las observaciones respecto de su forma deben ser planteadas de manera tentativa (Fig. 80).



**Fig. 80:** cráneo de *Argyrohippus boulei* (AMNH FM 29685) en vista anterolaterodorsal (A), dorsal (B) y lateral (C). Las zonas claras indican regiones reconstruidas.

Solo se ha conservado la raíz anterior de los arcos cigomáticos, los cuales constituyen el borde anteroventral del anillo orbital. Las orbitas son casi circulares, de gran tamaño y abiertas posteriormente. A diferencia de otros "Notohippidae", el borde anterior de la órbita se ubica a nivel del extremo mesial del M1. La órbita izquierda se muestra algo comprimida dorsoventralmente, siendo una de las asimetrías más evidentes del material asociadas a su preparación. Anteroventralmente se observa una cresta facial bien marcada, la cual delimita una fosa entre ésta y el borde de la órbita. La sutura maxilo-yugal resulta difícil de seguir debido a las fracturas que muestra el material, aunque parece dirigirse posteroventralmente desde el borde anterior de la órbita hasta el margen ventral del arco cigomático, similar a lo descrito para otros "Notohippidae" (Fig. 80).

### Región palatal y dentición superior

Como se mencionó, el morro es angosto y los incisivos de insertan conformando un arco premaxilar redondeado. Presenta un diastema evidente por detrás del I3, aunque el tamaño del diastema y la forma del maxilar a esa altura no se pueden precisar ya que en el espécimen AMNH FM 29685 (*A. boulei*), esa porción del paladar falta y está reconstruida. Los forámenes incisivos solo se han preservado en el espécimen no figurado MACN A 52-13 (cf. *Argyrohippus* sp.), ya que en AMNH FM 29685 están parcialmente reconstruidos. Su posición y tamaño recuerdan a lo observado en *Eurygenium*, más pequeños que en *Rhynchippus* y situados muy próximos a la línea media. Por su parte, la sutura premaxilo-maxilar también muestra cierta similitud con *Eurygenium*, muy aserrada y bien por detrás de los forámenes incisivos. El paladar es triangular, aunque su forma está menos acentuada que en otros "Notohippidae" (Fig. 81). La sutura maxilo-palatina se distingue con claridad y sigue un recorrido en forma de "V", cuyo vértice se ubica a la altura del P4. Justo por delante de la sutura se observan los forámenes palatinos mayores (apertura anterior de los canales palatinos posteriores). En los especímenes AMNH FM 29685 (*A. boulei*) y FMNH P 13334 (*A. praecox*), los forámenes se abren a la altura del extremo mesial del M3, mientras que en el espécimen AMNH FM 29731 (*A. boulei*), los forámenes se abren a la altura del extremo distal del M1. En un contexto comparativo tan limitado

en cuanto al número de especímenes, resulta difícil determinar si tal diferencia podría atribuirse a variabilidad intraespecífica o si debería dársele mayor valor diagnóstico.

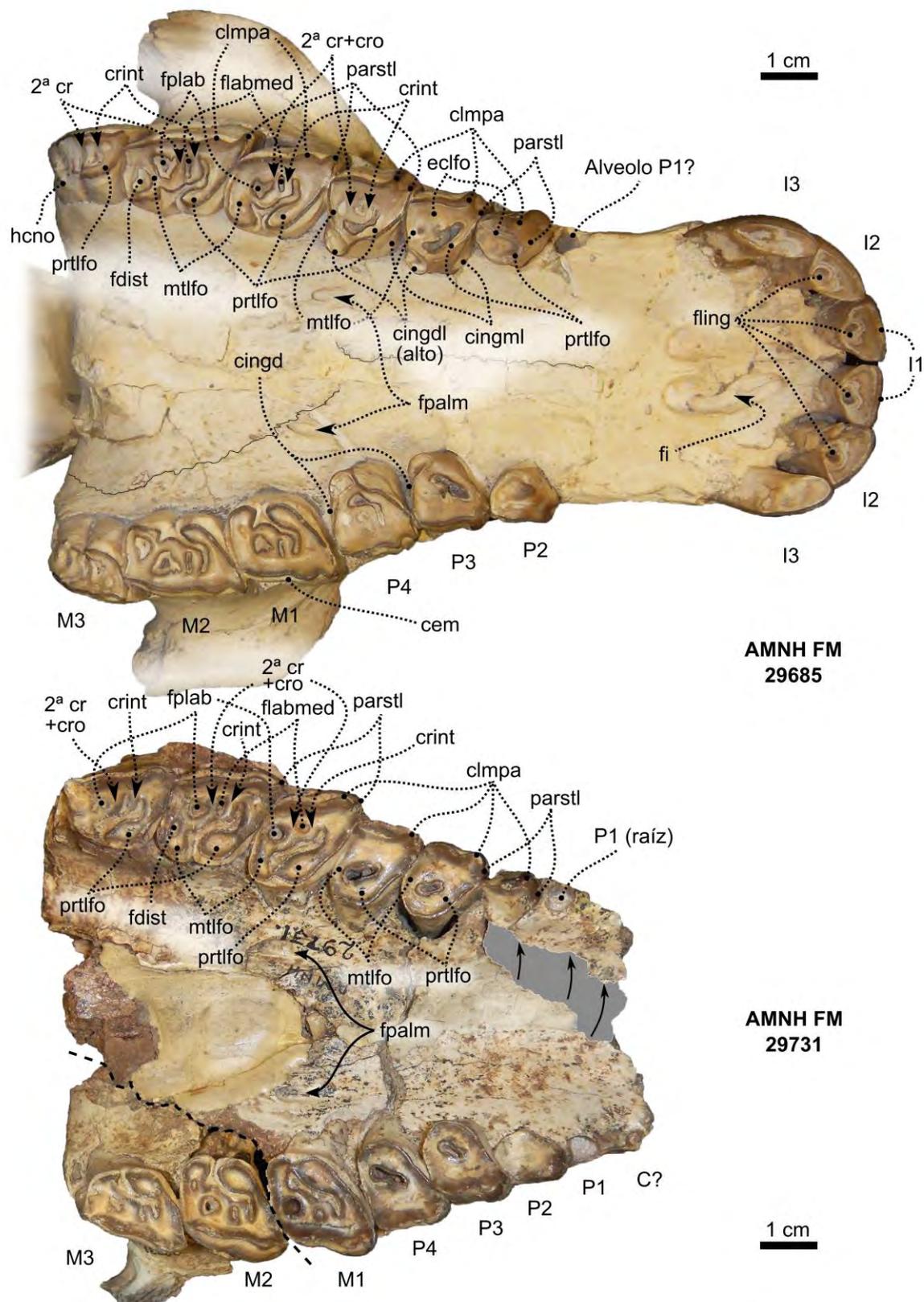
**Dentición**– Las especies del género presentan una morfología oclusal lofodonte y crecimiento muy prolongado de las piezas dentales (elodonte de acuerdo a Madden [2014]), siendo las especies con mayor índice de hipsodoncia (2,55 según datos provistos por Shockey [1997]) dentro de los “Notohippidae”. Como se mencionó, se observa un diastema por detrás del I3, otra característica exclusiva del género. Los incisivos se insertan alineados (siguiendo la forma del arco premaxilar) y son levemente procumbentes (Figs. 80 C y 81), al menos en *A. boulei* (no se conoce la dentición anterior de *A. praecox*). Son similares en tamaño, aunque el diámetro mesio-distal del I1 es levemente menor que el del resto de los incisivos. I1 e I2 presentan un cíngulo lingual, que en el caso de AMNH FM 29685, casi ha devenido en fosetas. Ninguno de los especímenes conserva el canino. Sin embargo, sí se observa su raíz (justo por delante del P1) en los especímenes FMNH P 13334 (*A. praecox*) y AMNH FM 29731 (*A. boulei*). Si bien no se puede describir su corona, el reducido tamaño de la raíz y de los alveolos indica que se trataría de piezas muy poco desarrolladas (Figs. 81 y 82 A-B). No es posible apreciarlo en el espécimen AMNH FM 29685 debido a que, como se mencionó, el material está reconstruido artificialmente en esa porción del maxilar.

Los premolares crecen en tamaño mesiodistalmente, siendo el P1 muy reducido. Lamentablemente no se ha conservado su corona en ninguno de los especímenes. El P2 es mucho más grande que el P1 pero notoriamente más pequeño que el P3 y P4. Su superficie oclusal está bastante simplificada. Se observa una fuerte ondulación sobre la cara labial correspondiente a la columna del paracono, precedida por un marcado parastilo. Lingualmente se observa un protolofa cuya morfología varía de acuerdo al desgaste. En el espécimen AMNH FM 29731 se observa simplemente como un abultamiento lingual, mientras que en AMNH FM 29685 y FMNH P 13334 se lo distingue como un lofo incipiente, casi una cresta. El P3 y el P4 son mucho más grandes que el P2, principalmente por su mayor diámetro labio-lingual. Se observa con claridad una fosa central oblicua entre el protolofa (más desarrollado que en el P2) y un ectolofa muy ancho (Figs. 81 y 82).

A nivel del metalofa (bien proyectado lingualmente) se destaca el cíngulo distolingual alto (“*cup shaped cingulum*”) característico del género. Si bien es

especialmente evidente en el P3 y P4, también está presente en el P2 de FMNH P 13334 (*A. praecox*). Por su forma y ubicación (bien alto en la corona, muy próximo a la superficie oclusal), este cingulo es susceptible de borrarse rápidamente con el desgaste. Este es el motivo más probable por el cual no está presente en el espécimen AMNH FM 29731 ni en los especímenes de la colección Ameghino, y sería la razón por la cual no fue mencionado al momento de la descripción del género (Ameghino, 1902). Por delante del protofo se observa un cingulo mesiolingual, mientras que por detrás del metalofo se observa un cingulo distal, más notorios en el P3 y P4 de los especímenes AMNH FM 29685 (*A. boulei*) y FMNH P 13334 (*A. praecox*). Tanto el cingulo mesiolingual como el cingulo distal pueden verse disimulados por la gruesa capa de cemento que recubre las paredes de las coronas. En el caso del P4 del espécimen AMNH FM 29685, se distinguen reminiscencias de la foseta labial media y de la foseta posterolabial, las cuales son mucho más evidentes en los molares (Figs. 81 y 82).

Los molares son marcadamente más grandes que el P4. La fosa central está abierta lingualmente, aunque puede cerrarse en estadios muy avanzados de desgaste (ej. M1 de MACN A 52-18). Sobre el margen labial de la fosa central se distinguen con claridad la cresta intermedia y la 2da cresta (+crochet). En los especímenes asignados a *A. boulei*, los extremos de las crestas están fusionados delimitando una foseta labial media sobre el ectofo (Figs. 81 y 82). En el caso del M2 del holotipo de *A. praecox* (Fig. 82 A y B), la cresta intermedia no se ha fusionado con la 2da cresta, por lo que no se ha formado la foseta labial media. Sin embargo, este material presenta un desgaste menor que el de los especímenes asignados a *A. boulei*, por lo que la presencia o ausencia de la foseta probablemente se deba a este factor. Como en otros "Notohippidae", la 2da cresta está fusionada con el crochet delimitando una foseta posterolabial. Por detrás del metalofo se observa otra foseta (la foseta distal) derivada del cingulo distal.

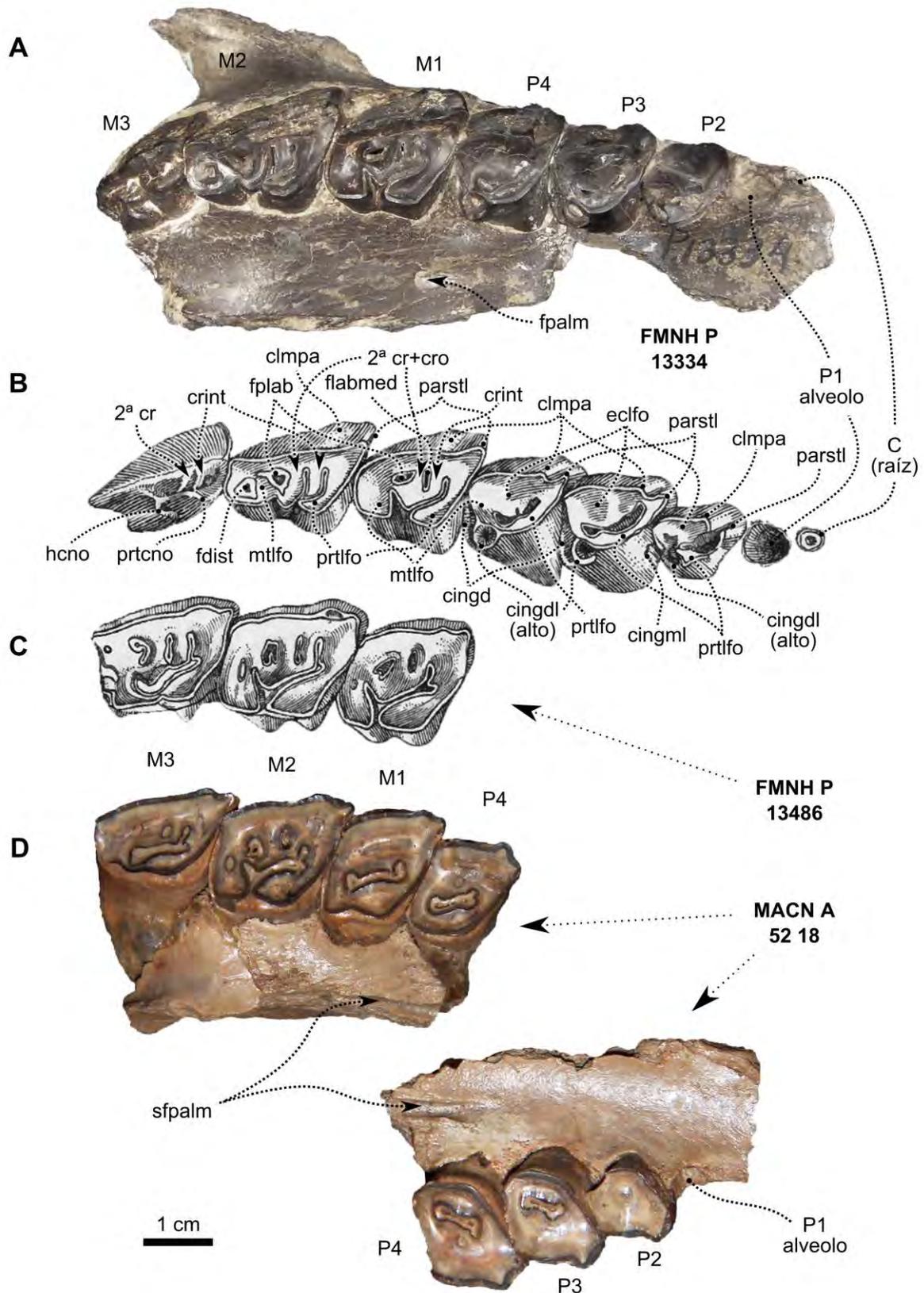


**Fig. 81:** paladar y dentición superior de *Argyrohippus boulei*. La línea de puntos en AMNH FM 29731 indica que el espécimen está fracturado y los fragmentos separados. Las flechas en el extremo anterior del paladar del mismo espécimen señalan la reubicación (mediante la edición de la fotografía) de la serie C-P2 para dar una idea

más aproximada de la verdadera forma del paladar en base a la simetría con la contraparte.

El M2 es el de mayor tamaño (sobre todo por su mayor diámetro mesio-distal), característica especialmente notoria en el holotipo de *A. praecox* (Figs. 82 A y B). Sin embargo, este rasgo parece variar en función del desgaste, siendo éste último un factor a tener en cuenta a la hora de evaluarlo. Patterson (1935) consideró al espécimen FMNH P 13486 (Fig. 82 C) como *A. praecox*, pero justamente la relación entre los diámetros mesio-distal y labio-lingual del M2 resulta muy diferente de la del holotipo, aún teniendo en cuenta el factor desgaste. Por el contrario, sus proporciones se asemejan más a las de del M2 de AMNH FM 29731 y MACN A 52-18 (ambos asignados a *A. boulei*), motivo por el cual es considerado aquí como *Argyrohippus* cf. *A. boulei* (Figs. 81 y 82).

El M3 también se muestra muy variable dependiendo del desgaste. En el caso del holotipo de *A. praecox* (FMNH P 13334) el M3 carece totalmente de desgaste, por lo que mantiene aún una morfología “bunoides”. Por su parte, AMNH FM 29685 (*A. boulei*) presenta un desgaste algo mayor y, a pesar de que el cemento cubre gran parte de la superficie oclusal (la porción distal), es posible distinguir el protofofo y esbozos de la cresta intermedia y de la 2da cresta. Especímenes con mayor desgaste (ej. FMNH P 13486, MACN A 52-18, AMNH FM 29731) muestran una configuración de lofos muy similar a la del M2, aunque con un hipolofos (derivado del hipocono) mucho menos desarrollado. En algunos materiales (MACN A 52-18 y FMNH P 13486), el extremo mesial de la fosa central de los molares presenta una pequeña bifurcación, la cual delimita una pequeña proyección distal del paralofos. Esta proyección recuerda en cierta forma a la primera cresta, propuesta por Billet (2011) como una sinapomorfía de los Typotheria. Lamentablemente, la escasez de materiales impide evaluar si su presencia (o ausencia) depende del desgaste, y menos aún arriesgar hipótesis de homología con la primera cresta de los Typotheria (Figs. 81 y 82).

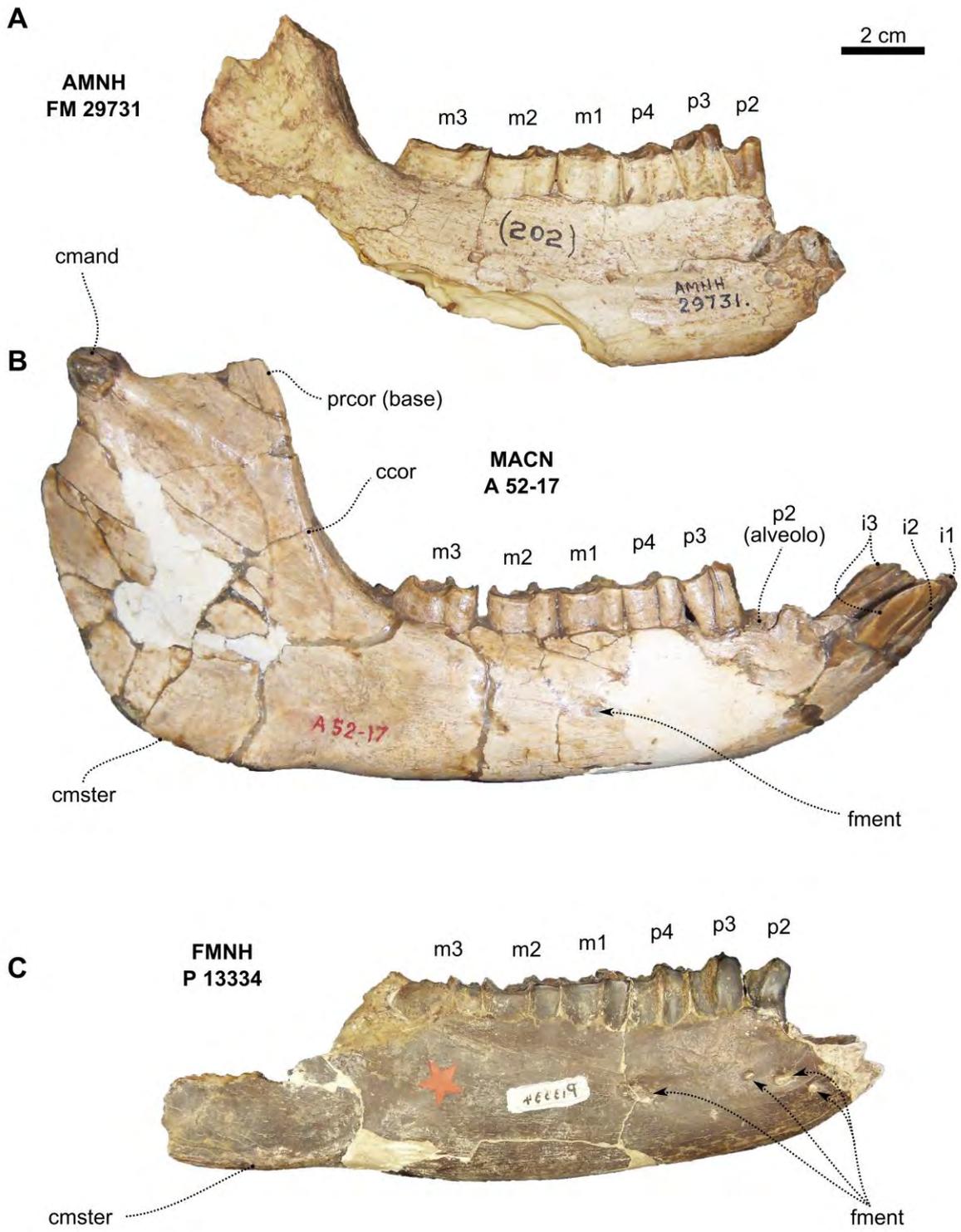


**Fig. 82:** dentición superior *Argyrohippus praecox* (A y B) y *Argyrohippus boulei* (C y B). Dibujos (B y C) tomados y editados de Patterson (1935).

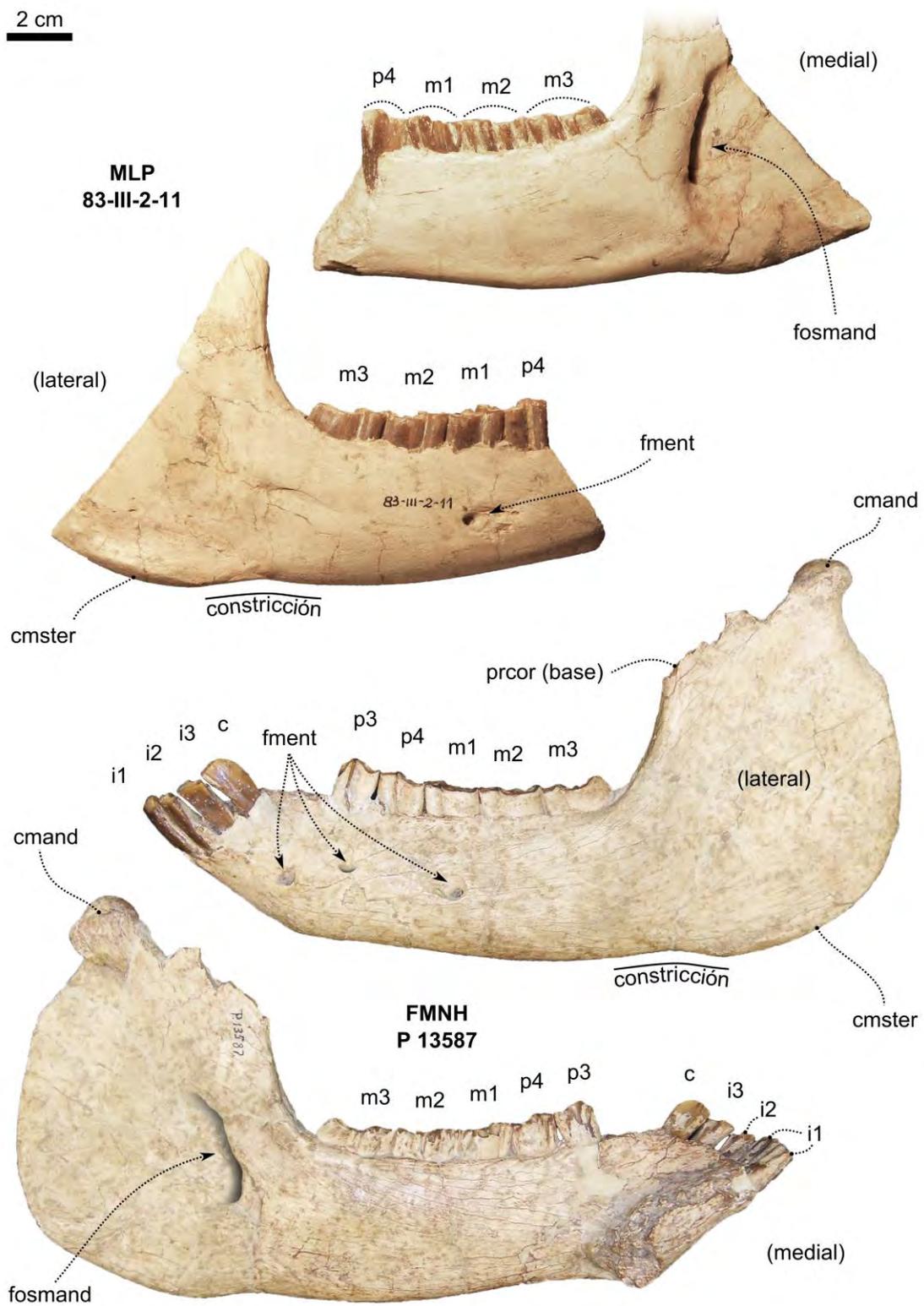
## Mandíbula y dentición inferior

Existe un buen registro de la mandíbula del género *Argyrohippus*, no en cantidad de especímenes pero sí en cuanto a la calidad de preservación de algunos de ellos. El cuerpo mandibular es alto y su aspecto es robusto. Si bien esta característica es compartida con todos los géneros deseadenses, la altura de la rama ascendente (en comparación con el largo total de la mandíbula) es algo menor, lo cual le otorga una apariencia ligeramente más grácil. Por su parte, el borde alveolar recto y paralelo al borde ventral de la rama horizontal enfatiza esta característica. Otro elemento diferencial respecto de la mandíbula de cualquier otro "Notohippidae" (excepto *Notohippus*) es la presencia de un diastema entre el canino y la serie premolar, y la ausencia del p1. Como es frecuente en el registro, ninguno de los especímenes conserva el proceso coronoides (Figs. 83 y 84).

El ángulo mandibular es amplio y su borde externo es curvo, sin un proceso angular acentuado. Tanto en *A. boulei* como en *A. praecox*, se distingue con claridad la cresta masetérica. Sin embargo, es oportuno mencionar en esta instancia una particularidad que se observa en dos especímenes (FMNH P 13587 y MLP 83-III-2-11). En ambos casos, la constricción preangular es levemente más acentuada que en MACN A 52-17 (*A. boulei*, "lectotipo" del sinónimo *A. fraterculus*), y el borde externo del ángulo mandibular es más redondeado (Fig. 84). Sin embargo, a falta de diferencias claras a nivel de la morfología oclusal, resulta imprudente la proposición de una nueva especie teniendo en cuenta el limitado contexto comparativo (pocos especímenes conservan total o parcialmente la región angular). Por este motivo, estos especímenes son referidos aquí como *Argyrohippus* sp., aún cuando su preservación es excelente. Sobre la cara interna puede observar una fosa mandibular bien marcada. En vista lateral, se distinguen tres forámenes mentonianos (4 en el caso de FMNH P 13334), aunque en algunos especímenes están tapados de sedimento. Se ubican aproximadamente a nivel del m1, p3 y c (en el caso de *A. praecox* hay dos forámenes muy próximos a nivel del canino).



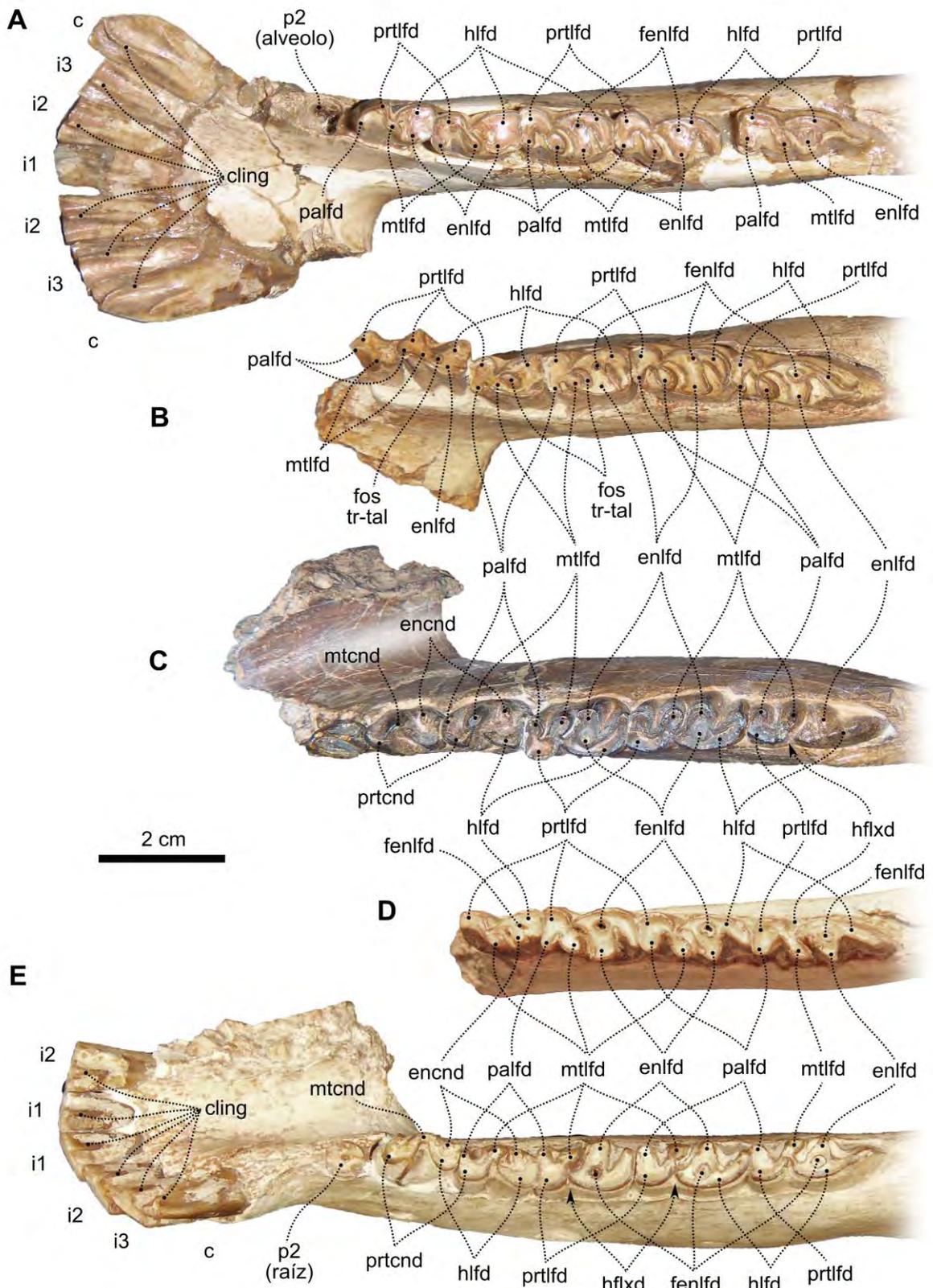
**Fig. 83:** mandíbula en vista lateral de *Argyrohippus boulei* (A y B) y *Argyrohippus praecox* (C). En C, la imagen fue invertida para facilitar la comparación.



**Fig. 84:** especímenes MLP 83-III-2-11 y FMNH P 13587, considerados aquí como *Argyrohippus* sp. por los motivos discutidos en el texto.

**Dentición**– Los incisivos se insertan de manera procumbente. Su morfología general es muy similar a la descrita para los el resto de los “Notohippidae”. Sin embargo, la cresta longitudinal lingual es mucho más marcada, y se observan otras dos crestas linguales longitudinales (una mesial y otra distal), más pequeñas que la cresta central. Los caninos son incisiviformes y de mayor tamaño que los incisivos, los cuales a su vez crecen en tamaño distalmente. Al igual que el resto de las piezas dentales, están recubiertos por una capa de cemento, aunque a diferencia de los premolares y molares, el cemento parece estar restringido a la cara lingual. En el caso de FMNH P 13587, los incisivos parecen protruir menos, aunque no debido a una inserción menos procumbente sino a su mayor desgaste (Fig. 85).

Como se mencionó, una característica del género es la presencia de diastema entre el c y el p2 (incrementada por la falta del p1). Los premolares crecen en tamaño mesiodistalmente, siendo el p2 notoriamente más pequeño que el p3. En FMNH P 13334 (*A. praecox*) la dentición está menos desgastada y el p2 muestra una morfología oclusal relativamente simple, constituida por una cresta apenas ondulada que corre en sentido mesiodistal. Su punto más elevado se registra hacia el extremo mesial de la cresta y disminuye distalmente (Fig. 85 C). El espécimen AMNH FM 29731 (*A. boulei*) presenta un mayor desgaste, lo que permite reconocer lófidios originados a partir de las crestas y cúspides. Sobre la cara labial se identifica claramente la columna del protolófidio, mientras que el paralófidio y metalófidio se proyectan lingualmente separados por un suave pliegue equivalente al fléxido del trigónido de las piezas más distales (Fig. 85 B).



**Fig. 85:** dentición inferior de *Argyrohippus boulei* (A y B), *Argyrohippus praecox* (C) y *Argyrohippus* sp. (D y E). A: MACN A 52-17; B: AMNH FM 29731; C: FMNH P 13334; D: MLP 83-III-2-11; E: FMNH P 13587.

El p3 y p4 muestran una morfología más molariforme, con un trigónido y un talónido claramente identificables. En AMNH FM 29731 (desgaste avanzado) el trigónido muestra tres lóbulos correspondientes al paralófidio (mesiolingual), protolófidio (mesiolabial), y metalófidio (distolingual). Por su parte, el talónido (más grande que el trigónido), se proyecta lingualmente mediante un entolófidio, el cual está fusionado mesiolingualmente con el metalófidio delimitando una foseta trigónido-talónido. En los especímenes MACN A 52-17 (*A. boulei*), MLP 83-III-2-11 y FMNH P 13587 (*Argyrohippus* sp.) los lófidios son menos masivos por estar menos desgastados. Distalmente, el metalófidio no se ha fusionado aún con el entolófidio, por lo cual no se observa una fosétida trigónido-talónido sino un fléxido trigónido-talónido. En el caso del holotipo de *A. praecox* (muy poco desgastado), casi no se distinguen lófidios del trigónido sino una cresta (correspondiente al protocónido y paracónido en continuidad) y un metacónido bunoide. A nivel del talónido se distingue un hipolófidio y un entocónido (este último también bunoide). El p4 se diferencia del p3 principalmente por su mayor tamaño, mientras que su morfología oclusal prácticamente no varía (Fig. 85).

Al igual que los premolares, los molares también crecen en tamaño distalmente. Los lófidios del trigónido se identifican claramente, y tanto el fléxido del trigónido (entre el paralófidio y el metalófidio) como el fléxido trigónido-talónido (entre el metalófidio y el entolófidio) son mucho más penetrantes. En el caso del fléxido trigónido-talónido, casi llega a contactarse con el hipofléxido (lo hace en el m3 de FMNH P 13334). Estos fléxidos, junto al fléxido ento-hipolófidio, le otorgan un aspecto lingual fuertemente lobulado. Hacia la base del entolófidio se observa claramente una fosétida. El m1 y m2 son muy similares en proporciones, pero en el m3 el talónido es mucho más grande que el trigónido. En el caso del m3 del holotipo de *A. praecox* (prácticamente sin desgaste) el trigónido y el talónido están separados debido a la mencionada conexión del hipofléxido (labial) con el fléxido meta-entolófidio (lingual). Distalmente, el hipolófidio del m3 se recurva sutilmente, similar a lo observado en algunos Toxodontidae (ej. *Proadinotherium*) y en *Morphippus* (Fig. 85).

### Basicráneo

Muy poco se conoce del basicráneo de *Argyrohippus*, y de hecho no hay ninguna mención al respecto en la bibliografía. Solo en el espécimen AMNH FM 29731

(*A. boulei*) se ha preservado parcialmente, asociado a los fragmentos de paladar y mandíbula ya mencionados. Corresponde a un fragmento del complejo esfenoidal (no figurado) en el que se distinguen los extremos posteriores de las crestas palatinas (o ectopterigoideas) y parte de las fosas escafoides (aliesfenoides). El basiesfenoides se observa claramente, de contorno cuadrangular, limitado lateralmente por el aliesfenoides y posteriormente por el basioccipital, del cual solo se ha conservado su extremo anterior. Su contacto con el basiesfenoides está dado por una fractura que probablemente coincide con la sutura esfeno-occipital. El extremo de las crestas palatinas se ensancha ligeramente, otorgándoles un aspecto algo más robusto que en *Rhynchippus*. Lamentablemente las paredes de las coanas no se han preservado, por lo que no es posible corroborar la presencia de las crestas pterigoideas. Tampoco se distinguen restos de las bulas auditivas ni de otras estructuras asociadas al oído.

#### 5.2.9 - *Notohippus* Ameghino, 1891

**Especie tipo:** *Notohippus toxodontoides* Ameghino, 1891.

**Taxones incluidos:** genero monotípico.

**Distribución geográfica y estratigráfica:** ver distribución de la única especie.

**Diagnosis:** ver diagnosis de la única especie.

#### *NOTOHIPPUS TOXODONTOIDES* Ameghino, 1891

**Holotipo:** no definido en la publicación original. Sin embargo, MACN A 1813 y MACN A 1814, únicos materiales mencionados y figurados por Ameghino (1891) pertenecen a un mismo individuo, que debería ser entonces considerado el holotipo.

**Especímenes incluidos**<sup>6</sup>: el holotipo (combinación de los materiales MACN A 1813 y 1814) y el espécimen CPJLO 030 (fragmento de paladar y fragmento mandibular con parte de la dentición, considerado “*Notohippinae*” aff. *Notohippus toxodontoides* por Bostelmann *et al.* [2013]).

---

<sup>6</sup> Ribeiro y Bond (1999, resumen de congreso) mencionaron la existencia de una serie de materiales (atribuidos a *Notohippus toxodontoides*) provenientes de las proximidades de Cerro Centinela (suroeste de la provincia de Santa Cruz). De acuerdo a lo referido en el resumen, se trata de fragmentos craneanos y mandibulares que contribuirían al conocimiento de la especie. Lamentablemente los materiales aún no han sido publicados, por lo que no han podido ser incluidos en esta tesis.

**Procedencia geográfica:** el holotipo proviene de la provincia de Santa Cruz (Argentina), sin más precisiones. El espécimen CPJLO 030 proviene de Cerro Cono (Magallanes, Chile) (Bostelmann *et al*, 2013).

**Procedencia estratigráfica:** niveles de EM Santacrucense (Mioceno inferior) de la Formación Santa Cruz (Ribeiro y Bond, 1999; Bostelmann *et al.*, 2013).

**Diagnosis ampliada**– La especie se reconoce por la siguiente combinación de caracteres: (1) morfología oclusal típicamente lofodonte, (2) coronas altas y cubiertas por una capa de cemento, similar a lo mencionado para las especies de *Argyrohippus*, (3) fosa central oblicua y alargada en los molares superiores, (4) foseta labial media en los molares superiores, similar a lo mencionado para las especies de *Argyrohippus*, (5) M3 con un marcado metastilo, (6) ausencia de foseta o cóngulo distal, aunque podrían haberse borrado producto del desgaste, (7) marcado fléxido lingual a nivel del trigónido de los molares inferiores, similar a lo descrito para las especies de *Argyrohippus*, (8) fléxidos (trigónido-talónido y ento-hipolófidio) en los molares inferiores, que podrían devenir en fosétidas en estadios avanzados de desgaste, (9) fosétida del entolófidio, similar a lo mencionado para *Rhynchippus*, *Mendozahippus* y *Argyrohippus*, y (10) tamaño menor al de las especies de *Argyrohippus*.

Ribeiro y Bond (1999) mencionan además la ausencia de caninos superiores y p1 inferiores (fórmula dentaria reducida) originando un diastema (entre el C y el P1 en la dentición superior, y entre el c y p2 en la dentición inferior), como así también la presencia de una constricción por detrás del I3. Sin embargo, estas valiosas observaciones podrán ampliar la diagnosis una vez que los materiales sean publicados y se cuente con un registro fotográfico que permita comparaciones precisas con el escaso material que actualmente constituye el hipodigma de la especie.

## Descripción

Los escasos restos conocidos para esta especie muestran una evidente similitud con las especies del género *Argyrohippus*, siendo una de las pocas diferencias su tamaño más pequeño. Lamentablemente su registro es muy escaso (probablemente sea uno de los “Notohippidae” menos conocidos), y su validez como entidad taxonómica es materia de discusión (Bostelmann *et al.*, 2013). Como se mencionó,

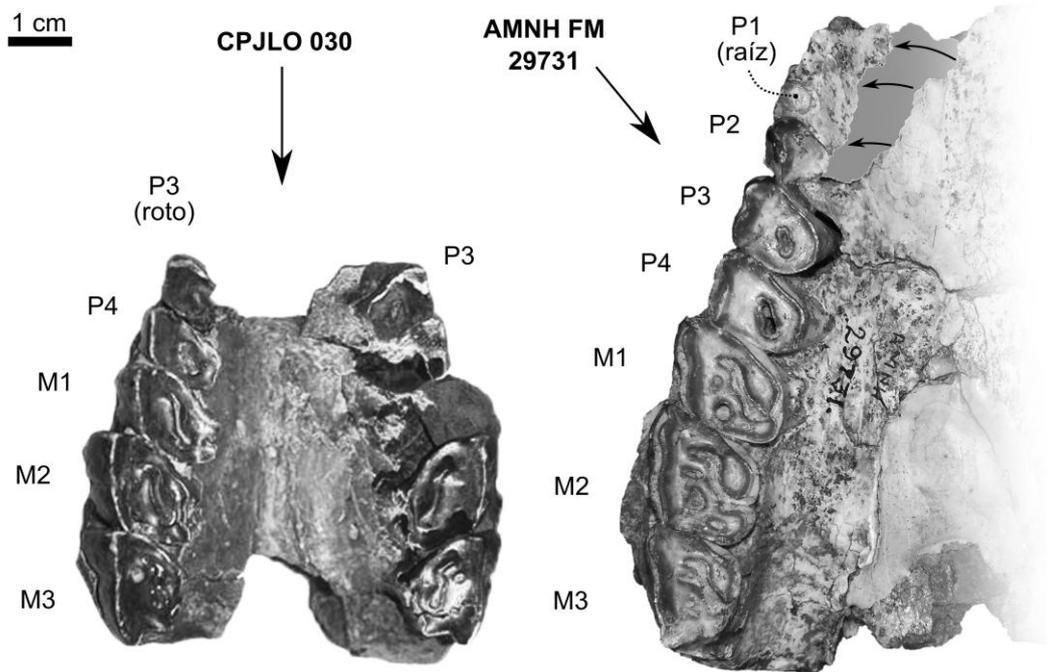
Ribeiro y Bond (1999) dieron a conocer la existencia de nuevos especímenes provenientes de las proximidades de Cerro Centinela (Santa Cruz), materiales cuya publicación se encuentra pendiente al día de hoy y que seguramente brindarán argumentos a favor o en contra de la hipótesis de sinonimia de *Argyrohippus* y *Notohippus*. Aquí, la descripción se verá forzosamente restringida a los dos molares inferiores en base a los cuales Ameghino (1891) propuso el género y la especie, y al espécimen CPJLO 030 (fragmento de paladar y fragmento mandibular con parte de la dentición) figurado por Bostelmann *et al.* (2013).

### Región palatal y dentición superior

No se puede apreciar la forma del arco premaxilar ya que solo se ha preservado la porción posterior del paladar (Fig. 86). No presenta ninguna particularidad que lo diferencie de la morfología general del paladar de un “*Notohippidae*” típico, con las series molariformes divergentes y su ancho máximo a la altura del M3. De acuerdo a Ribeiro y Bond (1999), presenta una constricción por detrás del I3 y un amplio diastema entre el I3 y el P2 (faltan el C y el P1), algo que no se puede corroborar en el espécimen aquí descrito. Tampoco es posible describir la forma y posición de los forámenes palatinos mayores (apertura anterior de los canales palatinos posteriores).

**Dentición**– En coincidencia con la mayoría de los géneros deseadenses y colhuehuapenses, *Notohippus toxodontoides* presenta una morfología oclusal lofodonte e hipsodonte. Sin embargo, presenta una gruesa capa de cemento que recubre las coronas tanto de la dentición superior como la inferior, característica compartida solo con *Argyrohippus*. El espécimen CPJLO 030 conserva la serie P3-M3 derecha, P3 y M2-3 izquierdos. Los premolares muestran un diámetro labio-lingual mucho mayor que el mesio-distal, especialmente notorio en el P4. Presentan una fosa central oblicua (mucho más pequeña en el P3) muy similar a lo descrito para *Argyrohippus*. Sin embargo, no se observa la marcada columna del paracono que sí se observa en *Argyrohippus*, como así tampoco la presencia de un parastilo. De todas maneras, estas diferencias deberían ser corroboradas en la medida en que se incrementa el registro, ya que son características que pueden acentuarse o atenuarse en función del desgaste, por lo cual resulta arriesgado considerarlas a partir de un

único espécimen. La fosa central está limitada labialmente por un ancho ectofofo, mesiolingualmente por un protofofo más pequeño y distolingualmente por un metalofo transversal, siendo muy similar a lo descrito para *Argyrohippus*. La ausencia del cingulo distolingual alto podría considerarse una diferencia importante entre ambos géneros. Sin embargo, considerando que por su ubicación (bien alto en la corona) podría borrarse rápidamente con el desgaste, sería importante confirmar su ausencia si eventualmente especímenes con menor desgaste enriquecieran el registro.



**Fig. 86:** paladar de *Notohippus toxodontoides* (CPJLO 030) y *Argyrohippus boulei* (AMNH FM 29731). Fotografía de CPJLO 030 tomada y editada de Bostelmann *et al.* (2013).

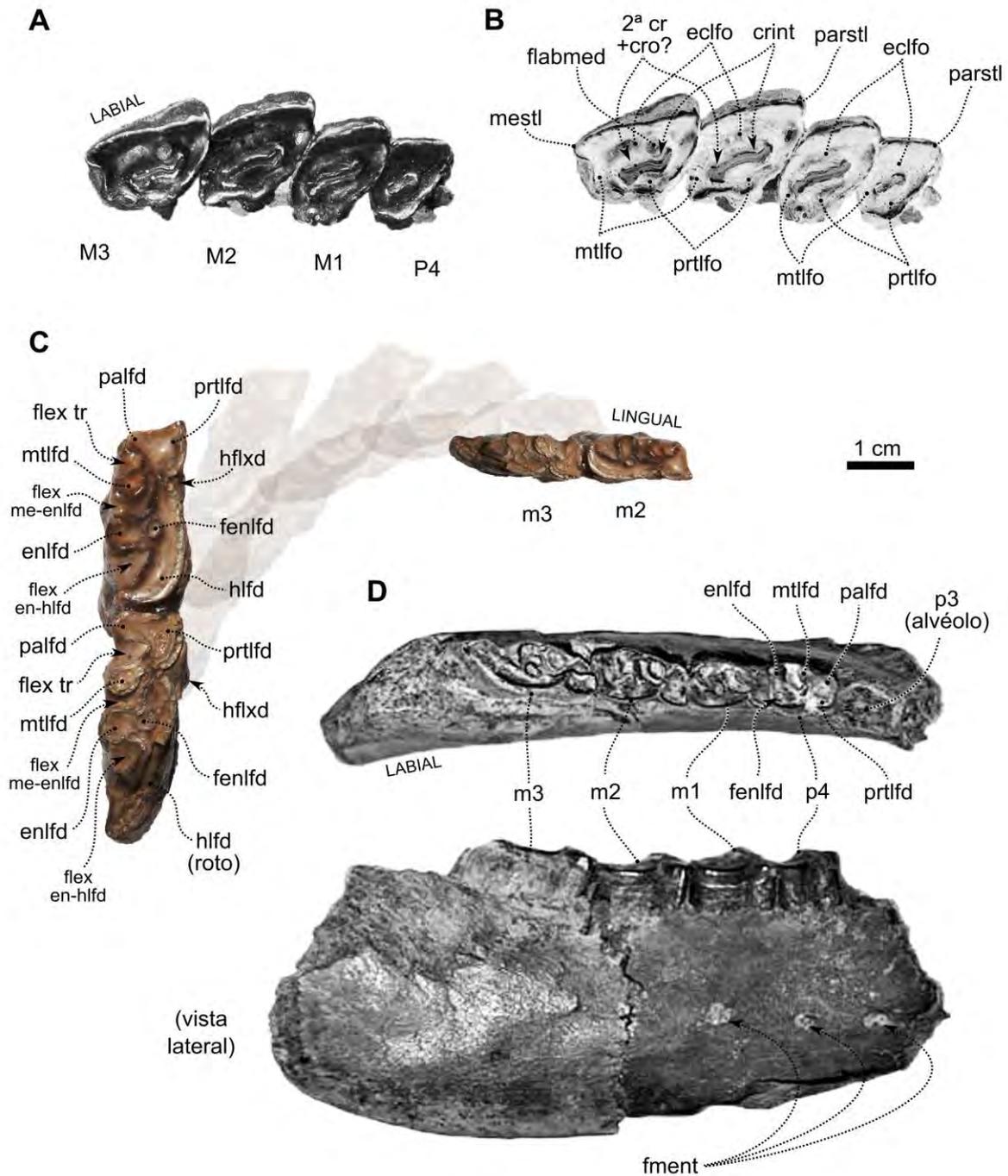
Los molares son más grandes que el P4, y la fosa central (al menos con el nivel de desgaste que presenta el espécimen) está cerrada (el protofofo se conecta distalmente con el metalofo). Al igual que los premolares, presentan un ancho ectofofo, y las ondulaciones correspondientes a la cresta intermedia y a la segunda cresta + crochet están apenas insinuadas. Es posible que esto también se deba al desgaste, ya que en el M3 se observa una foseta (probablemente la foseta labial media) originada por la fusión del extremo distal de cresta intermedia con el extremo

mesial de la segunda cresta. No se observa en cambio la foseta posterolabial, lo cual también podría atribuirse al desgaste. El diámetro mesio-distal del M1 es mucho mayor que el labio-lingual, a diferencia del M2 y M3 que muestran proporciones similares a las de *Argyrohippus*. El M2 es el más grande de los molares (principalmente por el mayor ancho del ectolofio) y su contorno romboidal se acentúa por un parastilo relativamente marcado. Por su parte, el M3 también presenta un parastilo evidente, pero además se distingue un metastilo bien marcado que proyecta distalmente el borde labial del ectolofio (Fig. 87 A y B).

### Mandíbula y dentición inferior

Solo las piezas sueltas (m2-3) del holotipo y un fragmento de la rama horizontal con p4-m3 (CPJLO 030) representan el registro mandibular del taxón (Fig. 87 C y D). La rama horizontal es alta, consistente con la morfología robusta que presentan los “*Notohippidae*” deseadenses y postdeseadenses. Si bien el borde ventral está bastante deteriorado, el sector que se ha preservado es levemente curvo. Tampoco puede apreciarse el ángulo mandibular, pero parece no haber una constricción preangular como sí se observa en *Argyrohippus*. En vista lateral se observan tres forámenes mentonianos, uno a nivel del talónido del m1, otro a nivel del hipofléxido del p4 y otro a la altura del alveolo del p3 (Fig. 87 D).

**Dentición**– Como se mencionó, solo se conoce parte de la dentición inferior (p4-m3), excepto por los materiales aún no publicados y mencionados por Ribeiro y Bond (1999). De acuerdo a estos autores, *Notohippus* presenta un diastema entre el c y el p2 (falta el p1), similar a lo que se describió para *Argyrohippus*. El p4 del espécimen CPJLO 030 es más pequeño que el m1, principalmente por el menor desarrollo del talónido. Sobre la cara lingual del trigónido se aprecia una suave ondulación (fléxido incipiente) que separa dos lóbulos correspondientes al paralófidio (mesial) y al metalófidio (distal). Labialmente, un hipofléxido (menos penetrante que el de los molares) marca el límite entre el protolófidio del trigónido y el hipolófidio del talónido. Por detrás del metalófidio se observa un profundo fléxido trigónido-talónido que lo separa del entolófidio. Por su parte, el entolófidio se proyecta lingualmente desde el extremo distal del hipolófidio y se distingue claramente una fosétida en su base (Fig. 87 C y D).



**Fig. 87:** dentición superior en inferior de *Notohippus toxodontoides* en base a los especímenes CPJLO 030 (A, B [en negativo] y D), y MACN A 1813-1814 (C). Fotografías en A, B y D, tomadas y editadas de Bostelmann *et al.* (2013).

La morfología de los molares es muy similar a los de *Argyrohippus*. El m1 y m2 son muy parecidos, siendo el m3 el de mayor diámetro mesio-distal debido al gran desarrollo del talónido. En el caso del m1, el metalófidio se ha fusionado lingualmente con el entolófidio, originando así una fosétida trigónido-talónido. En el caso del m2 y

m3, estos lófidos están separados por un profundo fléxido meta-entolófidio. Por su parte, el paralófidio está separado del metalófidio por un profundo fléxido, el cual casi llega a contactarse con el fléxido trigónido-talónido que a su vez se curva mesialmente, de manera que el metalófidio se conecta con el protolófidio mediante una delgada unión. Por detrás del entolófidio se observa un tercer fléxido lingual entre el entolófidio y el extremo distal del hipolófidio. Al igual que en el p4, también se distingue claramente la fosétida del entolófidio. Sobre la cara labial de los molares se observa un hipofléxido marcado que casi se conecta con el fléxido meta-entolófidio, sugiriendo que en estadíos de desgaste previos, el trigónido y el talónido habrían estado separados. Distalmente, el hipolófidio del m3 parece recurvarse (similar a lo mencionado para *Argyrohippus*), algo que no se puede corroborar en el holotipo ya que la superficie oclusal del hipolófidio está muy deteriorada (Fig. 87 C y D).

## 6: ANÁLISIS FILOGENÉTICO Y REVISIÓN SISTEMÁTICA

### 6.1 - Contexto sistemático

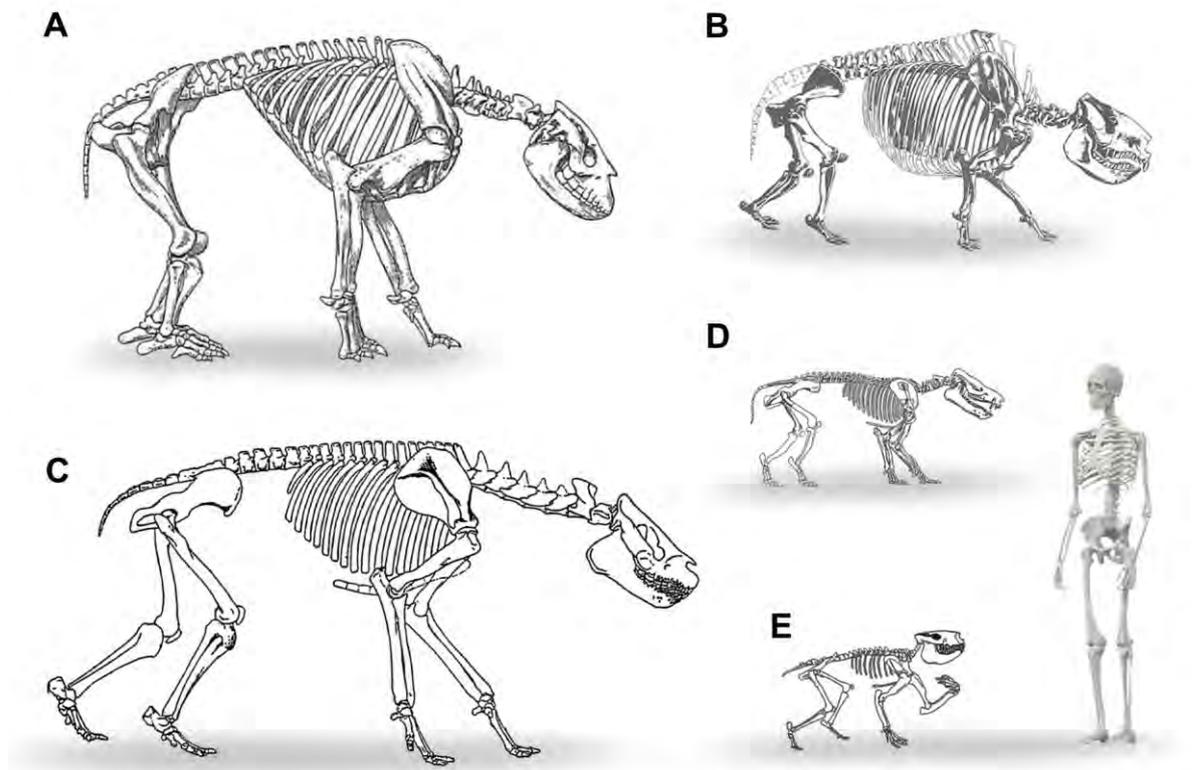
#### 6.1.1 – Los Toxodontia (Owen, 1853)

La definición actual de Toxodontia responde a la definición extensional *sensu lato* de Simpson (1967a), coincidente en términos generales con la hipótesis filogenética que años más tarde propusiera Cifelli (1993), y en un contexto metodológico más contemporáneo, Billet (2010, 2011) (Figs. 3 y 4). Se trata de una definición que incluye a los “Isotemnidae”, Homalodotheriidae, Leontiniidae, “Notohippidae” y Toxodontidae (Fig. 88). De acuerdo a Billet (2010), las sinapomorfías que definen a los Toxodontia son la presencia de una fosa originada a partir del cingulo lingual en los incisivos superiores y de una cresta longitudinal lingual en los incisivos y caninos inferiores, la presencia de una cresta distolabial originada por la proyección distolabial del paralófidio de los premolares inferiores, la sutura premaxilo-maxilar en el paladar dirigida hacia atrás en su porción medial y una fosa subarcuata poco profunda y reducida en superficie.

Si bien existe un consenso generalizado respecto de su monofilia, la hipótesis filogenética obtenida por Shockey *et al.* (2012) mostró una estrecha (e inesperada) relación entre los Intertheriidae (representados por *Federicoanaya* y *Protypotherium*) y los “toxodontes avanzados” (Leontiniidae, “Notohippidae” y Toxodontidae). El análisis incluyó dos nuevas especies de Leontiniidae (descritas en la misma publicación) y sumó un bloque importante de caracteres postcraneanos. Sin embargo, y como lo señalaran los mismos autores, una ampliación en el muestreo taxonómico y la incorporación de más caracteres asociados al basicráneo y al oído, serían necesarios para poner a prueba un escenario alternativo (y controversial) como este.

Dentro de los Toxodontia, los Toxodontidae representan quizás el agrupamiento más estable, ocupando posiciones derivadas respecto de los Leontiniidae y “Notohippidae” de manera consistente en numerosas hipótesis filogenéticas (Madden, 1990; Cifelli, 1993; Shockey, 1997; Cerdeño y Vera, 2010; Billet, 2010, 2011; García-

López y Powell, 2011; Shockey *et al.*, 2012; Billet y Muizon, 2013; Deraco y García-López, 2015; García-López *et al.*, 2017a; Hernández Del Pino *et al.*, 2017). En general se trata de grandes herbívoros “rinocerontiformes” (“*rhino-like forms*”), en alusión a sus proporciones corporales y a su aspecto sumamente robusto (Fig. 88 C). Sus registros más antiguos corresponden al Oligoceno de Patagonia, mientras que los más modernos (correspondientes aproximadamente al límite Pleistoceno-Holoceno), están dados por los últimos registros de *Toxodon* (Herbst y Álvarez, 1972; Scillato-Yané *et al.*, 1998; Nasif *et al.*, 2000; Miño Boilini *et al.*, 2006).



**Fig. 88:** representantes de Toxodontia: *Homalodotherium* [Homalodotheriidae] (A), *Nesodon* [Toxodontidae] (B), *Scarrittia* [Leontiniidae] (C), *Thomashuxleya* [“Isotemnidae”] (D) y *Eurygenium* [“Notohippidae”] (E). Escala aproximada (esqueleto humano para referencia de tamaño). Reconstrucciones tomadas y editadas de Riggs (1937) (A), Scott (1912) (B), Chaffee (1952) (C), Simpson (1967b) (D), y Shockey (1997) (E).

Con una distribución temporal bastante más acotada, los Homalodotheriidae (Oligoceno-Mioceno) y Leontiniidae (Eoceno-Mioceno) también representan agrupamientos sobre los cuales existe un acuerdo generalizado en cuanto a su carácter monofilético. Los primeros (Fig. 88 A) están representados por unos pocos géneros (*Trigonolophodon*, *Asmodeus*, *Homalodotherium* y *Chasicotherium*) y se

ubican en una posición basal respecto de los “toxodontes avanzados” (Leontiniidae, “Notohippidae” y Toxodontidae) (Cifelli, 1993; Billet, 2010, 2011; García-López y Powell, 2011; Billet y Muizon, 2013; Hernández Del Pino *et al.*, 2017). Por su parte, los Leontiniidae (Fig. 88 C) conforman un clado mucho más numeroso en términos de géneros conocidos, y en general se posicionan como grupo hermano respecto del clado “Notohippidae”+Toxodontidae (Cifelli, 1993; Shockey, 1997; Cerdeño y Vera, 2014b; Deraco y García-López, 2015; García-López *et al.*, 2017a; Hernández Del Pino *et al.*, 2017). Sin embargo, hay quienes sugieren que algunas características craneanas no dentarias (Billet, 2011) y postcraneanas (Shockey *et al.*, 2012), podrían indicar una relación más estrecha con los Toxodontidae.

A diferencia de los Homalodotheriidae, Leontiniidae y Toxodontidae, la monofilia del los “Isotemnidae” (Fig. 88 D) y “Notohippidae” (Fig. 88 E) está severamente cuestionada (Cifelli, 1993; Shockey, 1997; Cerdeño y Vera, 2010; Billet, 2010, 2011; García-López y Powell, 2011; Shockey *et al.*, 2012; Billet y Muizon, 2013; Deraco y García-López, 2015; García-López *et al.*, 2017a). Los primeros corresponden a toxodontes basales agrupados mayormente en base a plesiomorfías (Simpson, 1967a; Cifelli, 1993; Croft, 1999; Billet, 2011), motivo por el cual es muy probable que dicho agrupamiento no refleje relaciones de ancestralidad. De tamaño mediano, contextura robusta, pentadáctilos, dentición braquiodonte (bunoide en algunos casos), y grandes caninos, carecen sin embargo de sinapomorfías que los definan como un clado. Como se adelantó en la introducción general, el estudio de los “Notohippidae” (quizás el grupo más conflictivo desde el punto de vista sistemático filogenético) está en gran medida ligado al estudio de los “Isotemnidae”, puesto que sus definiciones históricamente contrapuestas (*sensu stricto* [Simpson, 1967a] vs *sensu lato* [Bond y López, 1993]) implican la “migración” de géneros entre estos dos controversiales agrupamientos.

### 6.1.2 – Los “Notohippidae”; definiciones y extensiones

La familia fue mencionada por primera vez por Ameghino en su publicación del año 1894. Lo hizo en base al género Santacrucense *Notohippus*, ubicado entonces dentro de Litopterna. La primera descripción de la familia fue publicada un año más tarde (Ameghino, 1895), ocasión en la que también se describió a *Coresodon*

*scalpridens* (en ese momento un “Notohippidae”) y a *Eurygenium latirostris*, este último considerado como un Ungulata *incertae sedis* en aquella publicación. Ameghino mencionó como características una dentición completa, continua, de crecimiento limitado (inclusive el I2 e i3), incisivos superiores e inferiores de tamaño similar y raíz cerrada, fosa central abierta lingualmente en los molares superiores (interpretación personal de “*Les molaires supérieures se distinguent par la vallée médiane du côté interne qui est complètement superficielle*”), molares inferiores con un “pliegue de esmalte lingual” que penetra en el “lóbulo anterior” (probablemente refiriéndose al fléxido del trigónido) y dientes “incrustados por un fuerte depósito de cemento que en los individuos viejos se extiende también sobre la capa de esmalte”.

Posteriormente, Ameghino (1897) describió las especies *Morphippus complicatus*, *M. hypselodus*, *M. imbricatus*, *Rhynchippus equinus*, *R. pumilus* y *Eurygenium normalis* (este último ya considerado un “Notohippidae”, aunque cercano a los “nesodontes”). En aquella publicación, aún sostenía la pertenencia de los “Notohippidae” al orden Litopterna. Algunos años más tarde, (Ameghino, 1902a) se rectificaría respecto de su interpretación original y propondría la creación del orden “Hippoidea” para contener a los “Notohippidae”, ocasión en la que además describiría dos nuevos géneros; *Argyrohippus* y *Pseudohippus* (sinónimos de acuerdo al catálogo inédito de Patterson [1952]). El número de géneros se incrementaría nuevamente a partir de la descripción de *Interhippus* (Ameghino, 1902b), *Nesohippus*, *Stilhippus* y *Perhippidion* (Ameghino 1904). Sin embargo, tal incremento sería relativo puesto que *Interhippus* fue luego considerado sinónimo de *Coresodon* (Simpson, 1967a), mientras que *Stilhippus* y *Perhippidion* fueron considerados, al igual que *Pseudohippus*, como sinónimos de *Argyrohippus* (Patterson, 1952 [inédito]).

Por su parte, Loomis (1914) propuso abandonar el término “Notohippidae” por considerar que abarcaba formas muy disímiles. En su reestructuración, incluyó a *Nesohippus*, *Coresodon*, *Interhippus* y *Stilhippus* dentro de “Nesodontidae” (familia que agrupaba géneros actualmente pertenecientes a los Toxodontidae nesodontinos), y propuso la familia “Rhynchippidae” agrupando a los taxones deseadenses *Rhynchippus*, *Morphippus* y *Eurygenium*. Simpson (1932) siguió la definición de Loomis de “Rhynchippidae”, pero mantuvo el nombre de “Notohippidae” para agrupar a los géneros más modernos. A partir de la comparación de la morfología oclusal de los molares superiores de *Rhynchippus* (“Rhynchippidae”), *Argyrohippus*

("Notohippidae") y *Nesodon* ("Nesodontidae"), concluyó que más allá de las similitudes que mostraban notohíppidos y nesodóntidos, existían diferencias que justificaban una distinción familiar.

Patterson (1934) fue más crítico respecto de las observaciones de Loomis (1914). Según él, la presencia de cemento en las coronas de varios "Notohippidae" (y su ausencia en los Toxodontidae) resultaba incompatible con la inclusión de *Nesohippus*, *Coresodon*, *Interhippus* y *Stilhippus* dentro de "Nesodontidae". Por otra parte, las similitudes en la morfología oclusal de los premolares superiores de *Rhynchippus* y *Argyrohippus*, y la escasa o nula diferencia en la altura relativa de las coronas entre estos dos géneros, contradecían los argumentos empleados por Loomis (1914) para justificar la creación de "Rhynchippidae". Por el contrario, Patterson sostenía que tales similitudes, sumadas a las características comunes mencionadas originalmente por Ameghino (1895), constituían elementos cohesivos de peso que respaldaban a los "Notohippidae" como familia. Sin bien no descartó la posible existencia de linajes divergentes que pudieran interpretarse en el futuro como subfamilias, consideró que la evidencia era aún muy escasa como para sugerir agrupamientos internos.

En una suerte de propuesta "conciliatoria" que tomaba elementos tanto de Loomis (1914) como de Patterson (1934), Simpson (1945) propuso los agrupamientos subfamiliares "Rhynchippinae" y "Notohippinae", los cuales consistieron en el cambio de jerarquía de los "Rhynchippidae" de Loomis (1914) y de los "Notohippidae" (*sensu* Simpson [1932]), manteniendo así el nombre "Notohippidae" para englobar ambos agrupamientos. En el caso de los "Rhynchippinae", Simpson (1945) sumó a *Pseudostylops*, considerado luego como sinónimo de *Eomorphippus* (Simpson, 1967a). Respecto de los "Notohippinae", agrupaban al resto de los "Notohippidae", es decir a *Interhippus*, *Nesohippus*, *Argyrohippus*, *Stilhippus*, *Perhippidion* y *Notohippus*, de los cuales solo serían válidos *Argyrohippus* y *Notohippus* si se consideran las sinonimias ya mencionadas. Años más tarde, el mismo Simpson (1967a [pág. 179]) manifestaría que aún siendo agrupamientos "morfológicamente separables", su justificación desde un punto de vista filogenético era discutible ("The two groups thus designated are morphologically separable, but whether such separation is justified by phylogeny or by convenience remains decidedly moot").

Más allá de las consideraciones de Simpson (1967a) respecto de las hipótesis de agrupamientos subfamiliares, uno de los aspectos más relevantes de esta publicación (en el ámbito de los “Notohippidae”) fue la referencia explícita a las características que los definían, algo que estaba presente en otras publicaciones pero quizás de una manera implícita. Simpson los caracterizó como notoungulados de tamaño mediano, con dentición completa y cerrada, lofodontes, tendientes a la hipsodoncia y con cemento en la superficie de las coronas (solo en los representantes más modernos). Además, mencionó la presencia de incisivos de tamaño variable dispuestos en un arco premaxilar amplio, caninos reducidos y más o menos incisiviformes, primeros premolares (superiores e inferiores) pequeños, premolares superiores sin protolofo o con protolofo interrumpido (*deeply notched protoloph*), premolares 3 y 4 (superiores e inferiores) molariformes en los representantes más modernos, molares superiores (y premolares molariformes) con dos crestas que se unían tempranamente por el desgaste (y también se unían al *crochet*), una fosa lingual, tres fosetas labiales y una posterior derivada del cingulo distal (patrón que consideró variable en función del desgaste y la fusión de los lofos). Finalmente, hizo referencia a la presencia de molares inferiores con trigónido corto y sin fosétidas, y un talónido largo con una, dos o tres fosétidas transitorias.

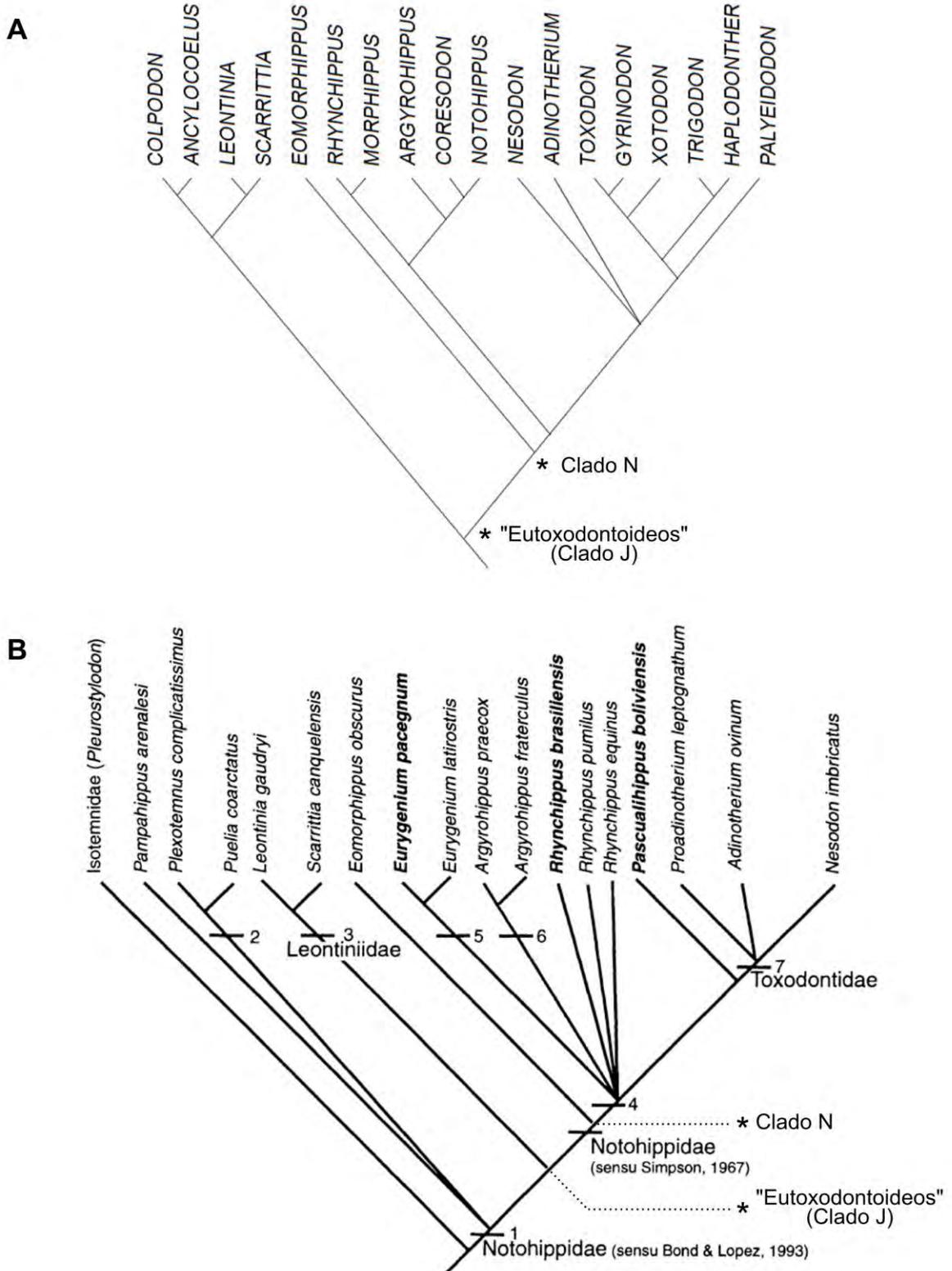
Esta definición fue actualizada varios años después por Bond y López (1993) a partir de la descripción de *Pampahippus arenalesi* y su comparación con *Rhynchippus*, *Eomorphippus*, *Plexotemnus*, *Puelia* y otros géneros considerados “Isotemnidae”. Su definición tomó en forma casi textual la definición de Simpson (1967a) pero con dos enmiendas importantes. En primer lugar, consideró que la presencia de dos crestas en los molares superiores no era excluyente, aclarando que las “formas primitivas” presentaban “papilas” o “cónulos” en número variable (es decir un patrón de crestas múltiples). En segundo lugar, se mencionó que el p3 y p4 de las “formas primitivas” presentaban un entocónido bien desarrollado y separado. Entre sus conclusiones, mencionaron la inclusión del nuevo género *Pampahippus* dentro de “Notohippidae”, junto a *Plexotemnus* y *Puelia*, conformando una “secuencia estructural hacia formas más derivadas como *Eomorphippus*”. Como se explicó en la sección 4 (Anatomía y Sistemática de los géneros predeseadenses), propusieron además las nuevas combinaciones de género y especie *Puelia coarctatus* y *Puelia sigma* (antes *Trimerostephanus*). En cuanto a “Notohippinae” y “Rhynchippinae”, los autores

señalaron que *Pampahippus* (y formas afines de EM Casamayorensis y Mustersensis) no podían ser asignadas a nivel subfamiliar, y que era necesaria una revisión sistemática y una redefinición de estos agrupamientos.

Fue Cifelli quien en ese año (1993) sugirió que los “Notohippidae” podrían no constituir un grupo monofilético. En su análisis (Fig. 89 A), *Eomorphippus* se ubicaba por fuera del clado que agrupaba al resto de los “Notohippidae” considerados (*Rhynchippus*, *Morphippus*, *Argyrohippus*, *Coresodon* y *Notohippus*), que además incluía a los Toxodontidae. Dentro de este clado (“Notohippidae”+Toxodontidae), las subfamilias “Rhynchippinae” (*Rhynchippus* y *Morphippus*) y “Notohippinae” (*Coresodon*, *Argyrohippus* y *Notohippus*) estaban soportadas. Las sinapomorfías mencionadas para los “Rhynchippinae” fueron la pérdida de la hendidura labial (*labial cleft*) en los primeros premolares inferiores y la pérdida del pliegue entre el parastilo y el paracono (*parastylar/paracone fold*) en los premolares (posteriores) y molares superiores. Las sinapomorfías mencionadas para los “Notohippinae” fueron la mayor altura de la corona en los molariformes, la presencia de cemento a nivel de las coronas, la presencia de diastema entre el I3 y el canino, y una morfología coronaria persistente a pesar del desgaste.

El escepticismo acerca de la monofilia de los “Notohippidae” se iría incrementando en los años posteriores a la par del número de especies conocidas. Cuando en el año 1997 Shockey dio a conocer a *Eurygenium pacegnum* y *Pascualihippus boliviensis*, los resultados del análisis filogenético nuevamente sugirieron que se trataría de un grupo parafilético. A diferencia de las hipótesis filogenéticas previas, Shockey incluyó un mayor número de taxones, aunque el muestreo de caracteres resultaba aún limitado. La topología consenso (Fig. 89 B) no solo desafiaba la monofilia de la familia (en cualquiera de sus definiciones), sino que además resultaba inconsistente con las hipótesis de agrupamiento subfamiliar propuestas por Simpson (1945). Los nodos 5 (*E. pacegnum* + *E. latirostris*) y 6 (*A. praecox* + *A. fraterculus*), y las especies *R. equinus*, *R. pumilus* y *R. brasiliensis*, colapsaron en una politomía de grado 6 junto al nodo *P. brasiliensis* + Toxodontidae. Por su parte, *Eomorphippus obscurus* se ubicó como taxón hermano respecto de esta politomía. Si se consideraba la definición *sensu lato* (Bond y López, 1993), los Leontiniidae (representados por *Leontinia gaudryi* y *Scarrittia canquelensis*) se anidaban entre los “Notohippidae” predeseadenses (*Pampahippus arenalesi*,

*Plexotemnus complicatissimus* y *Puelia coarctatus*) y el resto de los "Notohippidae" + Toxodontidae (representados por *Proadinothierium leptognathum*, *Adinothierium ovinum* y *Nesodon imbricatus*).



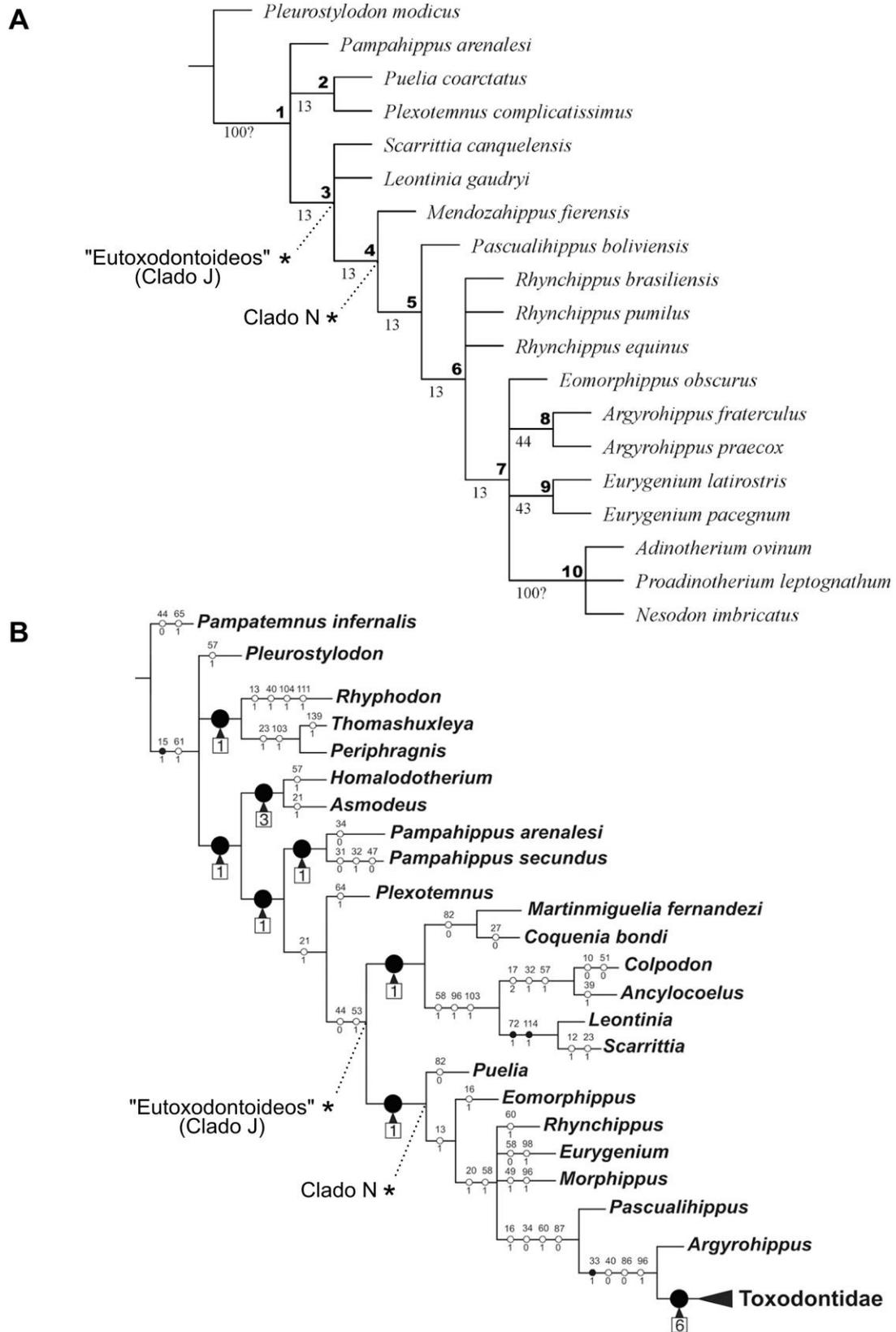
**Fig. 89:** árboles de consenso estricto de Cifelli (1993) (A) y Shockey (1997) (B). Los

asteriscos en ambos esquemas señalan los nodos que definen a los clados J y N (ver discusión) y no corresponden a las figuras originales.

A las descripciones de *Eurygenium pacegnum* y *Pascualihippus boliviensis*, se sumarían las de *Moqueguahippus glycisma* (Shockey *et al.*, 2006), *Patagonhippus dukei* y *Patagonhippus canterensis* (López *et al.*, 2010), *Mendozahippus fierensis* (Cerdeño y Vera, 2010), *Pampahippus secundus* (Deraco y García-López, 2015) y *Pampahippus powelli* (García-López *et al.*, 2017a). Sin embargo, tanto la hipótesis filogenética obtenida por Cerdeño y Vera (2010) como aquella obtenida por Deraco y García-López (2015) (esta última basada en la de Billet y Muizon [2013]), coincidieron con la de Shockey (1997) respecto la probable parafilia del agrupamiento y de la falta de resolución a nivel de los nodos internos, principalmente de aquellos que involucran a los cuestionados “Rhynchippinae” (Fig. 90). De hecho, al igual que Shockey (1997), los autores omitieron asignaciones subfamiliares, evidenciando las incertidumbres que aún existen acerca de la sistemática del grupo, planteadas en la introducción general, y disparadoras de los objetivos sistemático filogenéticos propuestos.

## 6.2 – Análisis filogenético; método y consideraciones generales

Las relaciones evolutivas entre los taxones se evaluaron mediante un análisis cladístico bajo el marco conceptual de la sistemática filogenética (análisis filogenético). Este método implica el agrupamiento de los taxones a partir de características derivadas compartidas (sinapomorfías), de manera tal que (idealmente) los clados reflejan las relaciones de ancestralidad y parentesco (Henning, 1950, 1966). En un contexto filogenético cuantitativo, la búsqueda del esquema de relaciones más probable se realizó bajo el criterio de máxima parsimonia, según el cual la hipótesis preferida (árbol/es óptimo/s) es aquella que implique el “menor cambio evolutivo” medido en términos de cambios de estado de los caracteres previamente definidos.



**Fig. 90:** árboles de consenso estricto de Cerdeño y Vera (2010) (A) y Deraco y García-López (2015) (B). Los asteriscos en ambos esquemas señalan los nodos que definen a los clados J y N (ver discusión) y no corresponden a las figuras originales. En el caso de B, el árbol se muestra a partir del nodo que define a los Toxodontia (las letras que

identificaban a cada nodo fueron eliminadas para evitar confusión con las asignaciones propias [ver más adelante]).

La matriz de datos (Apéndice 10.3) fue construida utilizando el software Mesquite v2.74 (Maddison y Maddison, 2010). Se incluyeron 39 taxones y 91 caracteres, y fue exportada para su análisis en TNT (Goloboff *et al.*, 2003, 2008) v1.5 (Goloboff y Catalano, 2016)<sup>2</sup>. Los árboles de máxima parsimonia (AMP) se encontraron a través de una búsqueda heurística (1000 réplicas) mediante el algoritmo de intercambio de ramas TBR (*tree bisection and reconnection*). A partir de los AMP se calculó el consenso estricto y las medidas de soporte de Bremer, Bootstrap y Jackknife. La probable existencia de taxones inestables se evaluó mediante un análisis de congruencia posicional reducido iterativo (Pol y Escapa, 2009) utilizando el *script* desarrollado por los autores (iterPCR) a partir del índice de congruencia posicional de Estabrook (1992).

### 6.2.1 – Taxones y criterios para su selección

El análisis incluyó todos los taxones descritos como “Notohippidae” hasta el momento<sup>3</sup>, a excepción de *Puelia sigma* y *Puelia plicata*. Como se detalló en el capítulo 4, la sistemática de *Puelia* se encuentra actualmente bajo estudio (M. Bond, comunicación personal), por lo cual sólo se tuvo en cuenta a *Puelia coarctatus*, representada entre otros por el excepcional espécimen MLP 67-II-27-27. En el caso de *Argyrohippus*, los especímenes FMNH P 13587 y MLP 83-III-2-11 (aquí considerados como *Argyrohippus* sp.) fueron incluidos tentativamente como una unidad taxonómica independiente en base a las diferencias señaladas respecto de *A. boulei* y *A. praecox*. El grupo objetivo (*ingroup*) incluyó además a los “Isotemnidae” *Pleurostylodon modicus*, *Anisotemnus distentus*, *Thomashuxleya externa* y *Periphragmis harmeri*, los Leontiniidae *Gualta cuyana*, *Coquenya bondi*, *Scarrittia canquelensis* y *Leontinia gaudryi*, y a los Toxodontidae *Proadinotherium leptognathum*, *Adinotherium ovinum*, *Nesodon imbricatus*, *Posnanskytherium desaguaderoi* y *Toxodon platensis*. Por su parte, el grupo externo (*outgroup*) incluyó a *Notostylops murinus*

---

<sup>2</sup> Al igual que 3D Slicer, tanto TNT como Mesquite son herramientas disponibles en forma gratuita y ampliamente utilizadas, demostrando la importancia del software libre y colaborativo para el desarrollo científico y tecnológico.

<sup>3</sup> Considerando las sinonimias mencionadas previamente en este capítulo y en las secciones 4 y 5.

("Notostylopidae") y *Simpsonotus praecursor* ("Henricosborniidae"). El listado completo de taxones y especímenes tenidos en cuenta para la determinación de los estados se detalla en los apéndices 10.1 y 10.4.

### 6.2.2 – Listado de caracteres y criterios para su selección

Los caracteres incluidos en la matriz fueron el resultado de la selección y revisión crítica de caracteres tomados de la bibliografía (Shockey, 1997; Cerdeño y Vera, 2010; Billet, 2011; Shockey *et al.*, 2012; Billet y Muizon, 2013; Deraco y García-López, 2015) y del planteo de caracteres inéditos. Respecto de los primeros, algunos fueron incluidos sin modificaciones (o con modificaciones mínimas), otros fueron parcialmente modificados (referidos en el listado como "adaptado a partir de ...") y otros fueron profundamente replanteados (referidos en el listado como "inspirado en ..."). Como resultado se obtuvieron 92 caracteres morfológicos organizados en tres bloques: 28 craneanos y mandibulares no dentarios, 38 dentarios y 26 postcraneanos. A excepción de los caracteres 30, 79 y 85, el resto fueron considerados como desordenados (no aditivos) en base a la ausencia de indicios que sugieran lo contrario. A continuación se provee el listado de caracteres y la codificación de sus estados, el cual incluye aclaraciones y soporte mediante figuras en los casos en los que se consideró conveniente.

#### CRANEANOS Y MANDIBULARES (NO DENTARIOS)

1- Forma del premaxilar a nivel de la apertura de las fosas nasales: (0) poco desarrollado, de manera tal que las fosas nasales se abren próximas al borde alveolar; (1) gran desarrollo dorsal o posterodorsal del premaxilar por delante de las fosas nasales, por lo que las fosas nasales se abren en una posición más retirada respecto del borde alveolar. Inspirado en el carácter 70 de Billet (2011).

2- Curso de la sutura premaxilo-maxilar (Fig. 91): (0) a nivel de los forámenes incisivos y dirigida hacia adelante; (1) a nivel de los forámenes incisivos o apenas por detrás, mayormente transversal, aunque puede proyectarse levemente hacia atrás, (2) bien por detrás de los forámenes incisivos y proyectada posteriormente en forma de V. Adaptado a partir del carácter 77 de Billet (2011).

3- Foramen infraorbital: (0) a nivel de los premolares; (1) a nivel del extremo mesial del M1; (2) a nivel del M2 o por detrás. Adaptado a partir del carácter 79 de Billet (2011).

4- Forma de los procesos ascendentes de los premaxilares en vista lateral: (0) de contorno irregular; (1) en forma de "S" bien notoria, en la cual la sutura premaxilo-maxilar copia en gran medida el dibujo del margen anterior del proceso ascendente. Inspirado en 84 de Billet (2011).

5- Forma de los nasales: (0) relativamente esbeltos, más anchos en su extremo posterior y con una notoria constricción en su parte media que determina su ancho mínimo (ej. *Notostylops*); (1) robustos y anchos, siendo sus márgenes laterales aproximadamente paralelos o con una constricción apenas marcada (ej. *Eurygenium*); (2) largos y esbeltos, de similar ancho anterior y posterior, pero con una constricción en su parte media que determina su ancho mínimo (ej. *Rhynchippus*); (3) largos y con sus bordes laterales relativamente rectos y divergentes, sin una constricción (ej. *N. tawaretus*); (4) notablemente cortos en relación a su ancho (ej. *Scarrittia*).

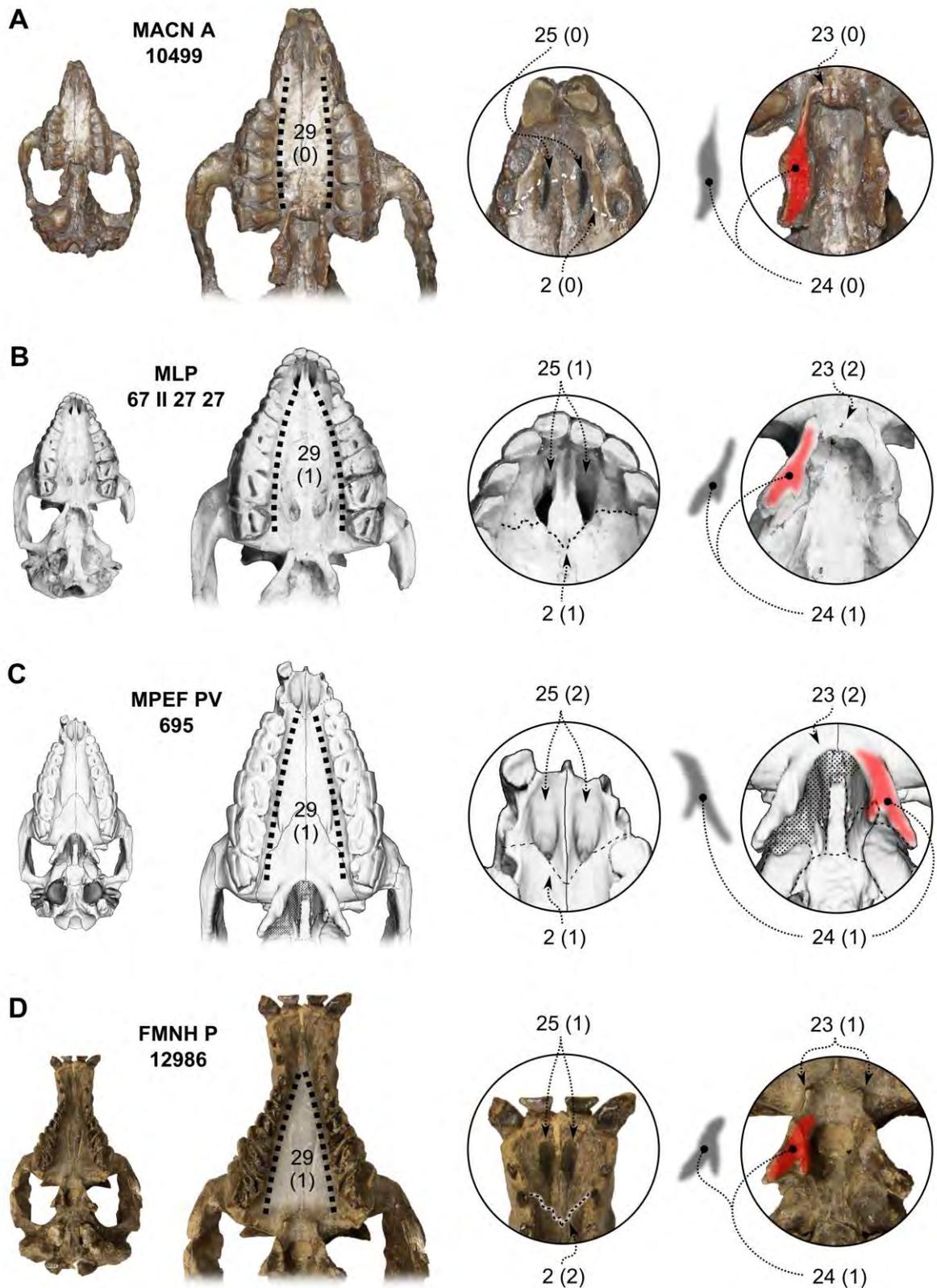
6- Arcos cigomáticos en vista lateral: (0) moderadamente ascendentes hacia la raíz posterior; (1) fuertemente ascendentes hacia la raíz posterior.

7- Borde dorsal de la raíz anterior del arco cigomático excavado, dando a la órbita un aspecto ovalado con el eje mayor en sentido dorsoventral: (0) ausente; (1) presente. Adaptado a partir del carácter 93 de Billet (2011).

8- Margen anterior de la órbita: (0) aproximadamente a la altura del extremo mesial del M1; (1) aproximadamente a la altura del extremo mesial del M2; (2) aproximadamente a la altura del extremo distal del M2 o por detrás de este.

9- Sutura escamoso-yugal: (0) aproximadamente recta en vista lateral; (1) curvada dorsalmente en su extremo anterior en vista lateral. Carácter 94 de Billet (2011).

10- Cresta cigomática a nivel de la raíz posterior del arco cigomático: (0) atenuada, casi sin continuidad con la cresta nugal; (1) persistente, en evidente continuidad con la cresta nugal. Adaptado a partir del carácter 95 de Billet (2011).



**Fig. 91:** vista palatal de *Notostylops murinus* (A), *Puelia coarctatus* (B), *Rhynchippus equinus* (C) y *Adinotherium ovinum* (C). Los caracteres y estados señalados se indican de la siguiente manera: número de carácter (estado).

**11- Largo del neurocráneo en vista dorsal** (medido desde los procesos postorbitales hasta la cresta nuchal) **en relación al largo del rostro** (medido desde los procesos postorbitales hasta el extremo anterior del arco premaxilar): (0) neurocráneo aproximadamente igual o incluso más largo que el rostro; (1) neurocráneo sensiblemente más corto que el rostro. Inspirado en carácter 100 de Billet (2011).

**12- Desarrollo y forma de la bula auditiva**: (0) conspicua, esférica u ovoide; (1) poco conspicua, visible solamente en vista ventral y de contorno aproximadamente triangular.

**13- Pared medial de la bula timpánica**: (0) en contacto con el basiesfenoides; (1) separada, definiendo un largo *foramen lacerum posterior*. Carácter 109 de Billet (2011).

**14- Proceso postglenoideo y cresta meatal** (o borde anterior del meato auditivo externo): (0) claramente separados por una incisión o valle profundo; (1) en fuerte contacto, casi fusionados. Adaptado a partir del carácter 117 de Billet (2011).

**15- Proceso posttimpánico**: (0) proyectado ventralmente en forma de cresta claramente separada de la cresta meatal; (1) no proyectado ventralmente en forma de cresta; (2) proyectado ventralmente en forma de cresta en estrecho contacto con la cresta meatal. Inspirado en carácter 118 de Billet (2011).

**16- Foramen suprameatal**: (0) ausente; (1) presente.

**17- Cresta transversa**: (0) ubicada muy próxima a la desembocadura del mai; (1) ubicada en la profundidad del mai. Carácter 142 de Billet y Muizon (2013).

**18- Forma del mai**: (0) de sección elíptica; (1) de sección aproximadamente circular.

**19- Fosa subarcuata**: (0) ausente o apenas perceptible, de márgenes sumamente difusos que imposibilitan trazar un contorno aproximado; (1) depresión poco profunda pero con márgenes que permiten trazar en forma aproximada su perímetro, al menos anteroventralmente.

**20- Sutura naso-frontal**: (0) extremos de los procesos frontales de los nasales aproximadamente redondeados y poco proyectados posteriormente; (1) extremos de los procesos nasales de los frontales angulosos, cuyos márgenes son aproximadamente paralelos a la línea media; (2) extremos de los procesos nasales de los frontales angulosos, cuyos márgenes laterales convergen hacia la línea media (forma de W típica). Inspirado en carácter 2 de Cerdeño y Vera (2010).

**21- Forma de los frontales:** (0) mayormente planos y caracterizados por procesos postorbitales proyectados posterolateralmente; (1) robustos, de gran superficie en vista dorsal, con el borde posterolateral convexo por detrás de los pequeños procesos postorbitales.

**22- Cresta sagital:** (0) fuertemente marcada desde el extremo anterior de los parietales, producto de la temprana convergencia de las acentuadas crestas frontales; (1) atenuada a nivel del extremo anterior de los parietales.

**23- Morfología del extremo anterior (nacimiento) de las crestas palatinas** (Fig. 91): (0) constituyendo un reborde por delante de las coanas; (1) proyectadas anterolateralmente mediante dos procesos pequeños pero claramente definidos; (2) simple, sin rebordes ni procesos por delante de las coanas.

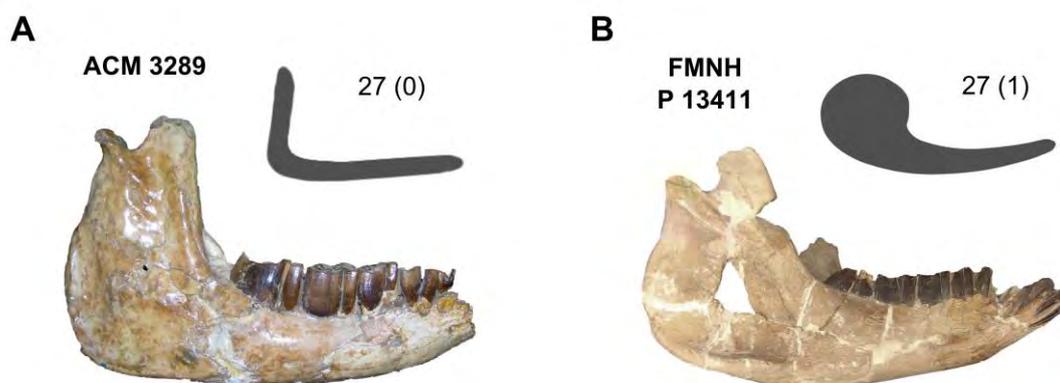
**24- Morfología de la cresta pterigo-palatina** (Fig. 91): (0) simple y paralela a la línea media; (1) divergente, en cuyo extremo se identifica una cresta externa más desarrollada y una interna menos desarrollada; (2) divergente y robusta, cuyo extremo abultado y masivo impide identificar con claridad una cresta externa y una interna.

**25- Forámenes incisivos** (Fig. 91): (0) pequeños y separados, respecto de la línea media del paladar y el margen alveolar; (1) pequeños y juntos, situados más próximos a la línea media que al margen alveolar; (2) grandes, ocupando prácticamente todo el espacio comprendido entre la línea media y el margen alveolar. Inspirado en carácter 6 de Cerdeño y Vera (2010).

**26- Forámenes palatinos mayores en relación a la línea media:** (0) muy separados, más próximos a la línea alveolar que a la línea media o aproximadamente equidistantes; (1) muy próximos a la línea media.

**27- Forma de la mandíbula en vista lateral** (Fig. 92): (0) margen anterior de la rama ascendente bien vertical y altura de la rama horizontal relativamente constante desde el extremo posterior de la sínfisis hasta la constricción preangular (forma de "L" acostada); (1) rama ascendente comparativamente más baja, margen ventral de la rama horizontal curvo y en cierta forma continuo con el borde externo del ángulo mandibular debido a una constricción preangular ausente o muy atenuada (forma de "coma" acostada).

**28- Extensión de la sínfisis mandibular:** (0) borde posterior a la altura de los premolares; (1) borde posterior a la altura de los molares. Adaptado a partir del carácter 17 de Nasif *et al.* (2000).



**Fig. 92:** vista lateral de las mandíbulas de *Rhynchippus equinus* (A) y *Morphippus imbricatus* (B) para ilustrar los estados del carácter 27. Fotografía (A) M.T. Dozo.

## DENTARIOS

**29- Convergencia de las series molariformes (P2-M3) y forma del paladar** (Fig. 91): (0) paladar estrecho, con las series molariformes paralelas o moderadamente convergentes; (1) series molariformes fuertemente convergentes, otorgando al paladar una forma aproximadamente triangular. Inspirado en carácter 6 de Shockey (1997) y 1 de Shockey *et al.* (2012).

**30- Fórmula dentaria superior** (ordenado): (0) completa; (1) canino ausente o vestigial; (2) canino más otra pieza ausentes. Adaptado a partir del carácter 2 de Shockey *et al.* (2012).

**31- Crecimiento de los incisivos:** (0) limitado (se forma una raíz luego de la formación de la corona); (1) hipselodonte (no forman raíz). Carácter 8 de Shockey *et al.* (2012).

**32- Disposición de los incisivos superiores:** (0) no alineados transversalmente, arco premaxilar en forma de V o U; (1) incisivos 1, 2 y 3 alineados transversalmente; (2) incisivos 1 y 2 alineados transversalmente, quedando el I3 claramente por detrás del I2. Inspirado en carácter 5 de Cifelli (1993) y 6 de Shockey (1997).

**33- Forma del I1:** (0) incisiviforme, comprimido labiolingualmente o al menos con la cara labial recta o suavemente curva en vista oclusal; (1) caniniforme, elíptico o

circular en corte transversal y con el extremo oclusal en punta; (2) gliriforme, más grande (más ancho y alto) que los incisivos laterales (en caso de que estos estén presentes); (3) en forma de cincel. Adaptado a partir del carácter 4 Shockey *et al.* (2012).

**34- Forma del I2:** (0) caniniforme y de similar tamaño que el I1; (1) caniniforme, más grande que el I1; (2) incisiviforme; (3) en forma de colmillo.

**35- Presencia de cíngulo labial en incisivos superiores:** (0) ausente; (1) presente. Carácter 7 de Shockey *et al.* (2012)<sup>4</sup>.

**36- Forma y tamaño del canino superior** (no aplicable cuando está ausente o es vestigial): (0) caniniforme; (1) incisiviforme, aproximadamente del mismo tamaño que los incisivos. Carácter 18 de Billet (2011).

**37- Cemento en la superficie de las coronas:** (0) ausente; (1) variable, o presente en capas delgadas o rastros en alguna(s) pieza(s); (2) constituyendo una gruesa capa invariablemente presente. Carácter 13 de Shockey *et al.* (2012).

**38- Forma y desarrollo del parastilo del P3 y/o P4** (Fig. 93): (0) bien desarrollado y proyectado; (1) poco desarrollado, identificable simplemente como la terminación aguzada del extremo mesiolabial de la pieza por delante de la columna del paracono.

**39- Forma del P4 y M1** (Fig. 93): (0) de aspecto similar, siendo el tamaño su diferencia más notoria; (1) muy diferentes, principalmente por el mayor desarrollo del protofofo oblicuo del M1 y el extremo mesiolabial proyectado, lo cual lo asemeja más al M2 que al P4.

**40- Apertura mesiolingual de la fosa central en premolares superiores:** (0) ausente; (1) presente (puede cerrarse en estadíos muy avanzados de desgaste, en los cuales incluso puede desaparecer la fosa central). Adaptado a partir del carácter 39 de Billet (2011).

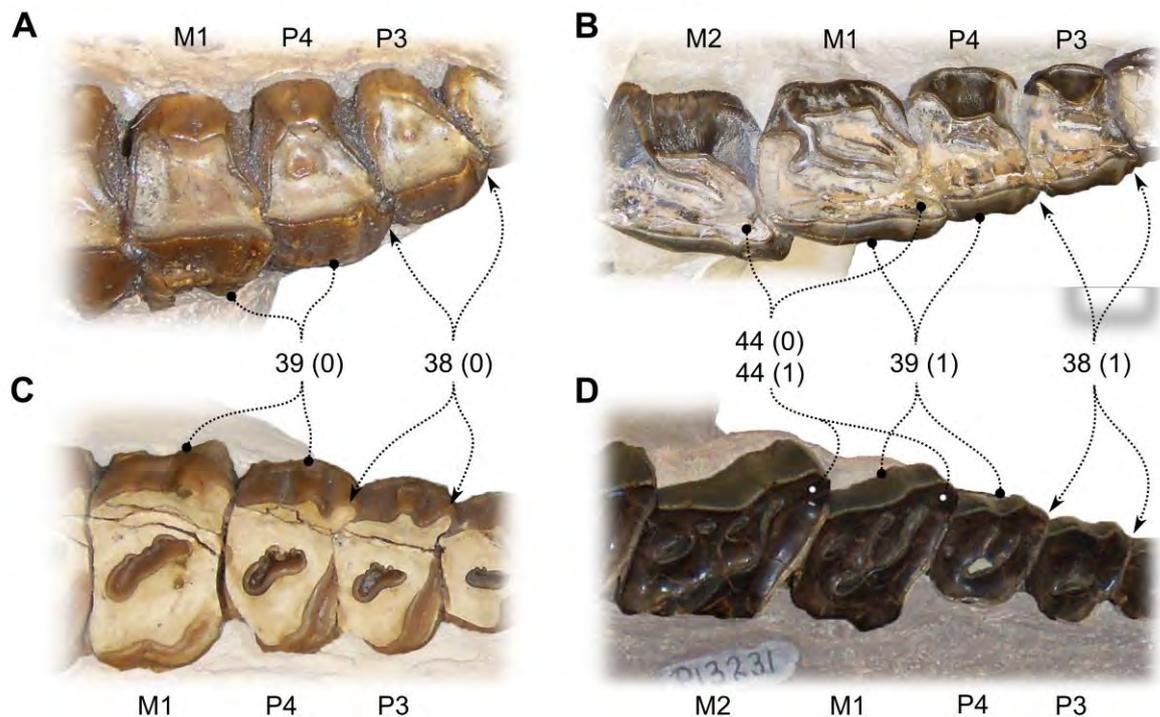
**41- Cíngulo labial en premolares superiores:** (0) ausente o apenas distinguible; (1) presente, bien notorio. Adaptado a partir de Shockey *et al.* (2012).

**42- Cíngulo mesiolingual en premolares superiores:** (0) ausente; (1) presente. Adaptado de Shockey (1997) pero invirtiendo los estados (0 y 1) en la codificación.

**43- Cíngulo lingual continuo en los premolares superiores:** (0) ausente; (1) presente. Adaptado a partir del carácter 22 de Billet (2011).

---

<sup>4</sup> Considerando la codificación de los estados y la morfología observada en los especímenes, parece ser que los autores han asignado de manera invertida (por error) los estados 0 y 1 en su matriz.



**Fig. 93:** P3-M1 (o M2) de *Notostylops murinus* (MACN A 10499) (A), *Leontinia gaudryi* (FMNH P 13285) (B), *Pleurostylodon modicus* (AMNH FM 28646) (C) y *Adinotherium ovinum* (FMNH P 12986) (D). Los caracteres y estados señalados se indican de la siguiente manera: número de carácter (estado).

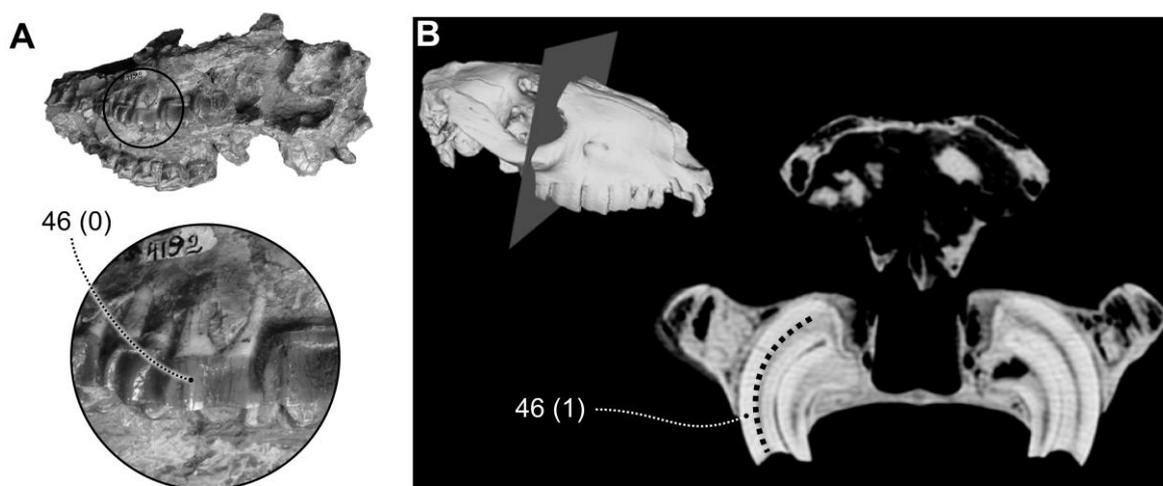
**44- Proyección del paralofa en los molares superiores** (Fig. 93): (0) paralofa moderadamente proyectado mesiolabialmente; (1) paralofa muy proyectado mesiolabialmente.

**45- Fosa central y patrón de crestas en los molares superiores:** (0) fosa central simple, alargada o circular, sin un patrón definido de proyecciones del ectolofa; (1)<sup>5</sup> crestas múltiples persistentes, evidenciadas por pequeñas proyecciones u ondulaciones sobre el borde labial de la fosa central y/o pequeñas fosetas entre ésta y el borde labial del diente; (2) una o dos crestas correspondientes a proyecciones del ectolofa que invaden la fosa central y le otorgan un aspecto lobulado, pero que puede

<sup>5</sup> Como lo mencionan García-López *et al.* (2017a), el desgaste juega un papel relevante al momento de definir los estados de este carácter. De acuerdo a estos autores, la cresta intermedia corresponde al resultado de la acción del desgaste sobre el patrón de crestas múltiples inicial. Por este motivo, se hace referencia aquí a “crestas múltiples persistentes”, no solo distinguibles en molares poco desgastados, sino también en aquellos que evidencian cierto desgaste. Probablemente una propuesta superadora sea aquella capaz de capturar la variabilidad de este rasgo pero teniendo en cuenta el efecto del desgaste de una manera menos subjetiva que la que aquí se propone, minimizando la redundancia con otros caracteres que involucren a la cresta intermedia y maximizando su independencia.

atenuarse notablemente con el desgaste; (3) dos crestas muy desarrolladas (principalmente la cresta intermedia) que le confiere a la fosa central un aspecto profundamente bifurcado, persistente con el desgaste y que puede devenir en fosetas (a veces alargadas labiolingualmente) en estadios muy avanzados de desgaste. Adaptado del carácter 18 de Shockey *et al.* (2012).

**46- Desarrollo y curvatura de los molares superiores** (Fig. 94): (0) de crecimiento limitado, resultando en coronas bajas, sin una marcada curvatura; (1) molares de crecimiento prolongado (resultando en coronas de mayor altura, en gran parte contenida en el maxilar) y fuertemente curvados. Adaptado a partir del carácter 10 de Shockey (1997).



**Fig. 94:** detalle de molares de *Pampahippus arenalesi* (PVL 4192) (A) y *ct-slice* de *Rhynchippus equinus* (MPEF PV 695) (B) para ilustrar los estados del carácter 46.

**47- Cíngulo labial en M1:** (0) ausente; (1) presente. Adaptado del carácter 25 de Shockey *et al.* (2012) pero invirtiendo los estados (0 y 1) en la codificación.

**48- Cíngulo mesiolingual en el M1:** (0) ausente; (1) presente pero restringido al margen anterior del protofofo; (2) presente y extendido rodeando toda la base del protofofo. Carácter 28 de Shockey *et al.* (2012).

**49- Cíngulo distal en molares superiores:** (0) ausente o poco proyectado, que puede devenir con el desgaste en una foseta fuertemente ovalada en sentido transversal; (1) presente y bien proyectado, pudiendo devenir con el desgaste en una foseta distal aproximadamente circular o incluso desaparecer, en cuyo caso se infiere

su presencia a partir del aspecto masivo que adquiere el metalofó. Inspirado en carácter 20 de Billet (2011) y 29 de Shockey *et al.* (2012).

**50- Presencia de foseta posterolabial persistente en molares superiores:** (0) ausente; (1) presente. Carácter 33 de Billet (2011).

**51- Morfología oclusal de la dentición inferior:** (0) lofodonte “bunoide”; (1) lofodonte típica.

**52- Orientación de los incisivos inferiores:** (0) muy procumbentes, en ángulo (aproximado) igual o superior a 70 grados respecto de la primera pieza de la serie premolar; (1) moderadamente procumbentes. Adaptado a partir del carácter 30 de Shockey *et al.* (2012).

**53- Cresta lingual vertical en el i1 e i2:** (0) ausente; (1) presente. Adaptado a partir del carácter 46 de Billet (2011).

**54- Desarrollo del primer incisivo inferior** (Fig. 95): (0) reducido en comparación con los otros incisivos; (1) bien desarrollado. Adaptado de Billet (2011) pero invirtiendo los estados (0 y 1) en la codificación.

**55- Desarrollo y forma del i3** (Fig. 95): (0) ausente o muy reducido; (1) desarrollado, incisiviforme “cuspidado” (por ej. *Periphragnis*); (2) desarrollado, caniniforme (por ej. *Leontiniidae*); (3) desarrollado, incisiviforme típico; (4) desarrollado, incisiviforme de sección aproximadamente triangular (por ej. *Toxodontidae*).

**56- Cingúlido labial en incisivos inferiores:** (0) ausente; (1) presente. Adaptado a partir del carácter 33 de Shockey *et al.* (2012) pero invirtiendo los estados (0 y 1) en la codificación.

**57- Caninos inferiores** (Fig. 95): (0) ausentes o vestigiales; (1) presentes, hipertrofiados; (2) presentes, de tamaño comparable al de los incisivos (pueden ser algo mayores o menores pero sin ser vestigiales ni hipertrofiados).

**58- Cresta distolabial del trigónido en los premolares inferiores** originada a partir de la extensión distolabial del protolófido: (0) ausente; (1) presente. Carácter 61 de Billet (2011).

**59- “Paracónido” o “paralófido” en molares inferiores** (Fig. 95): (0) ausente o muy reducido; (1) presente. En piezas extremadamente desgastadas, la base de lo que quizás haya sido un paracónido o paralófido incipiente o reducido puede dar el aspecto de un paralófido masivo, por lo cual debe evitarse evaluar el estado de este

carácter a partir de piezas que muestren estadios muy avanzados de desgaste. Adaptado a partir del carácter 37 de Shockey *et al.* (2012).

**60- Cúspide accesoria por delante del extremo lingual del metalófido en los molares inferiores** (Fig. 95): (0) visible como tal, o como un abultamiento sobre el margen mesial del metalófido oblicuo; (1) ausente. Al igual que en el carácter 59, debe evitarse la determinación del estado de este carácter a partir de piezas que muestren estadios muy avanzados de desgaste. Adaptado a partir del carácter 56 de Billet (2011) y 38 de Shockey *et al.* (2012) pero invirtiendo los estados (0 y 1) en la codificación.

**61- Cúspide accesoria por detrás del extremo lingual del metalófido en el m1, m2 y/o m3** (Fig. 95): (0) ausente; (1) presente, a veces manifestada por una proyección distal del extremo lingual del metalófido. En especies típicamente lofodontes, el estado de este carácter debe determinarse en base a especímenes con poco o nulo desgaste.

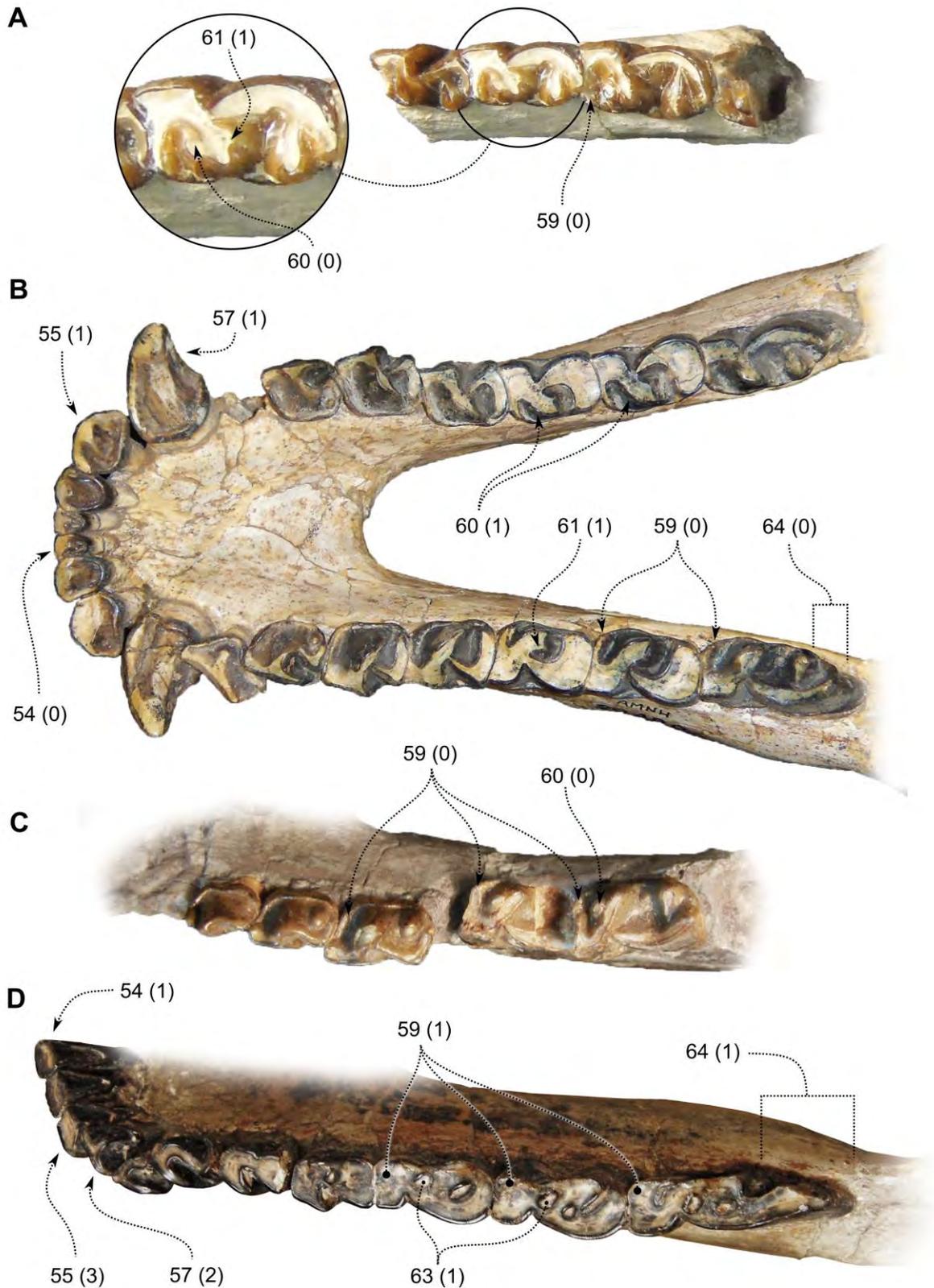
**62- Entocónido bunoide y aislado en p3 y p4**: (0) ausente; (1) presente. Carácter 62 de Deraco y García-López (2015).

**63- Fusión de los extremos linguales del metalófido y el entolófido** (Fig. 95): (0) ausente; (1) presente, originando una fosétida trigónido-talónido (puede desaparecer en estadios muy avanzados de desgaste). Adaptado del carácter 57 de Billet (2011).

**64- Extensión del talónido por detrás del entolófido (o entocónido) en el m3** (Fig. 95): (0) poco extendido; (1) muy extendido, separado del entolófido por un marcado fléxido en piezas poco desgastadas, a veces “recurvado” lingualmente. Adaptado a partir del carácter 62 de Billet (2011).

**65- Fosétida del entolófido** (no aplicable cuando el entocónido es bunoide): (0) ausente; (1) presente. Carácter 42 de Shockey *et al.* (2012).

**66- Fosétida posterior en molares inferiores** (no aplicable en aquellos taxones de escaso desarrollo del talónido por detrás del entolófido [carácter 63, estado 0]): (0) ausente, aún en estadios avanzados de desgaste (entolófido e hipolófido no se fusionan lingualmente); (1) presente en al menos un molar en estadios avanzados de desgaste (entolófido e hipolófido sí se fusionan lingualmente). Adaptado a partir del carácter 60 de Billet (2011).



**Fig. 95:** dentición inferior de *Plexotemnus complicatissimus* (MACN A 551) (A), *Periphragnis exauctus* (AMNH FM 29420) (B), *Pampahippus arenalesi* (PVL 4192) (C) y *Rhynchippus equinus* (FMNH P 13410) (D). Los caracteres y estados señalados se indican de la siguiente manera: número de carácter (estado). Fotografías D. García-

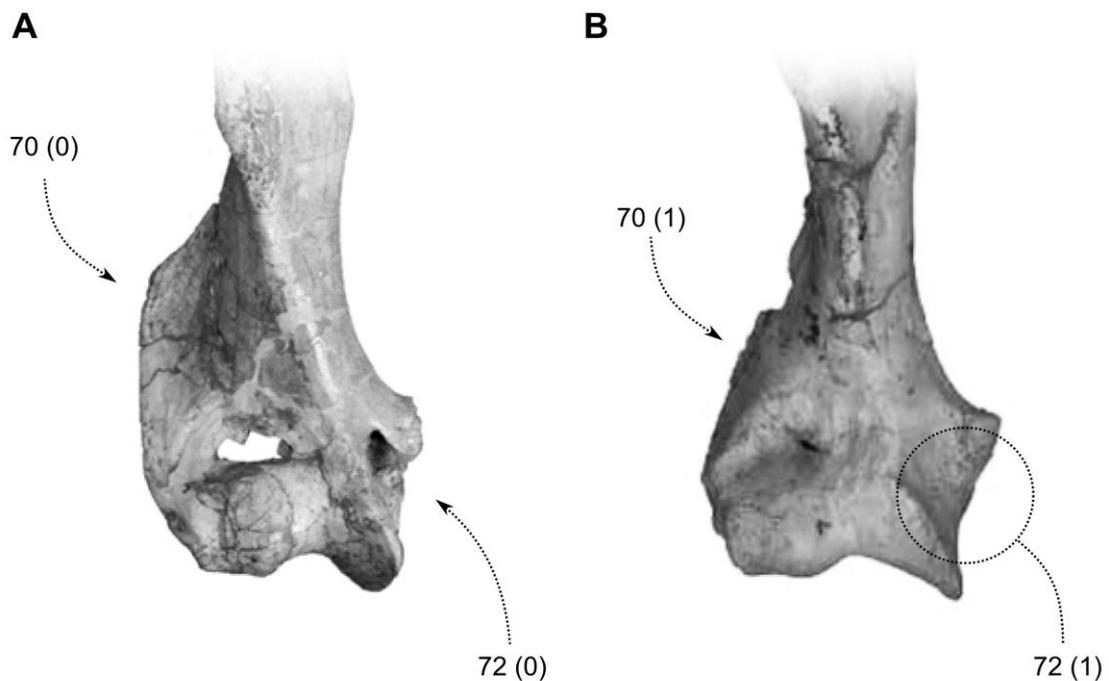
POSTCRANEANOS

**67- Metacromion secundario**: (0) ausente; (1) presente. Carácter 46 de Shockey *et al.* (2012).

**68- Profundidad del surco intertubercular** (surco bicipital): (0) profundo, bien definido entre los tubérculos mayor y menor; (1) poco definido, en forma de una depresión relativamente amplia entre los tubérculos mayor y menor. Carácter 48 de Shockey *et al.* (2012).

**69- Tuberosidad para la inserción del músculo redondo mayor** (*m. teres major*): (0) presente; (1) ausente. Carácter 51 de Shockey *et al.* (2012).

**70- Cresta del supinador** (húmero) (Fig. 96): (0) muy desarrollada, en forma de sable; (1) ausente o inconspicua. Carácter 52 de Shockey *et al.* (2012).



**Fig. 96:** extremo distal del húmero de *Anisotemnus distentus* (AMNH FM 28906) (A) y *Gualta cuyana* (MCNAM PV 4376) (B) para ilustrar los estados de los caracteres 70 y 72. Fotografías tomadas y editadas de Shockey y Flynn (2007) y Cerdeño y Vera (2014b) respectivamente.

**71- Extensión medial del proceso entepicondilar** (o proceso medial epicondilar) del húmero; (0) muy extendido (más de la mitad del ancho de la tróclea); (1) poco extendido (menos del 40% del ancho de la tróclea). Carácter 53 de Shockey *et al.* (2012).

**72- Foramen entepicondilar** (Fig. 96): (0) presente; (1) ausente. Carácter 54 de Shockey *et al.* (2012)

**73- Largo del radio en relación al húmero**: (0) aproximadamente igual al húmero; (1) más corto que el húmero (Índice braquial <90). Adaptado a partir del Carácter 56 de Shockey *et al.* (2012), eliminando el estado 2 por no estar presente en esta muestra taxonómica.

**74- Forma del olécranon en vista lateral**: (0) eje mayor aproximadamente en la misma dirección que la diáfisis de la ulna; (1) curvado hacia arriba; (2) curvado hacia abajo. Carácter 57 de Shockey *et al.* (2012).

**75- Contorno del extremo proximal del radio en vista proximal**: (0) aproximadamente ovalado; (1) subrectangular, bien alargado transversalmente. Carácter 59 de Shockey *et al.* (2012), adaptado a su vez de Meng *et al.* (2003).

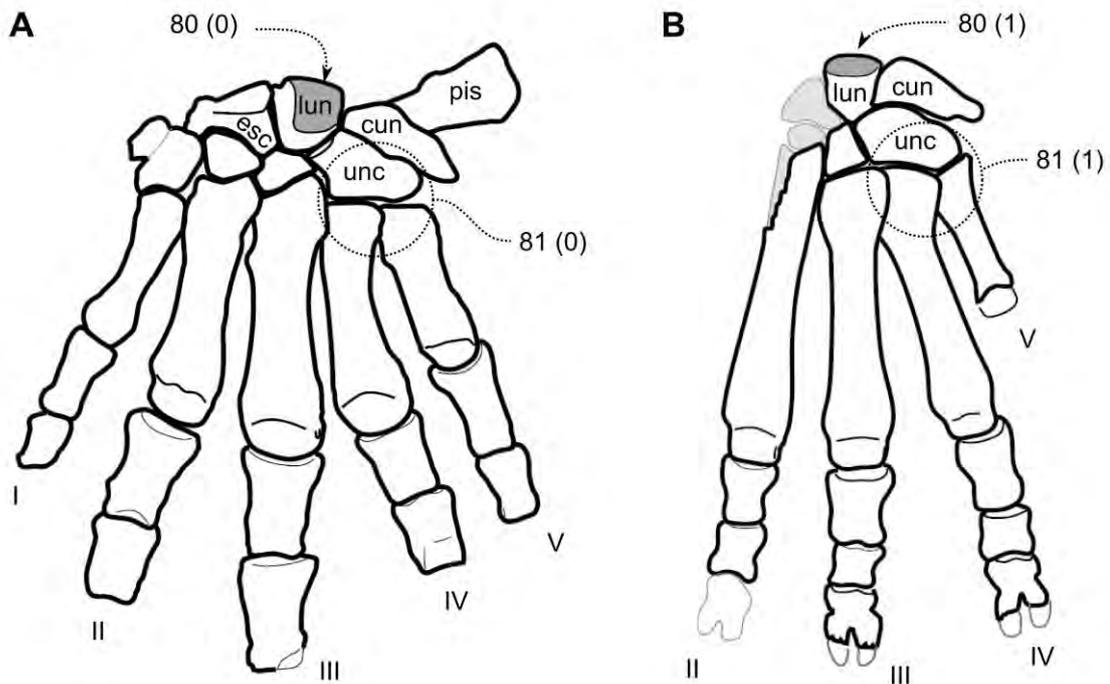
**76- Hueso sesamoideo radial**: (0) ausente; (1) presente. Carácter 62 de Shockey *et al.* (2012).

**77- Contorno dorsal de la porción distal del radio**: (0) redondeado, sin proceso estiloides; (1) de contorno oblicuo, pero sin un proceso estiloides pronunciado; (2) proceso estiloides bien notorio, con facetas articulares para el escafoides y el lunar sobre la cara ulnar del proceso. Carácter 63 de Shockey *et al.* (2012).

**78- Contacto ulna-pisiforme**: (0) ocurre, la ulna articula con el pisiforme; (1) no ocurre, la ulna no alcanza el pisiforme. Carácter 64 de Shockey *et al.* (2012).

**79- Número de dedos en la mano (ordenado)**: (0) manos pentadáctilas; (1) manos tetradáctilas; (2) manos tridáctilas. Carácter 65 de Shockey *et al.* (2012).

**80- Extensión de la faceta articular del lunar con el radio** (Fig. 97): (0) la faceta articular se extiende sobre la cara dorsal del lunar ocupando más del 50% de su superficie (usualmente interpretado como indicador de posición plantígrada); (1) mayormente sobre la cara proximal del lunar de manera tal que la faceta articular ocupa menos del 50% de la cara dorsal (interpretado como indicador de posición digitígrada o semidigitígrada). Carácter 67 de Shockey *et al.* (2012).



**Fig. 97:** mano izquierda de *Anisotemnus distentus* (AMNH FM 28906) (A) y derecha (invertida en la figura) de *Eurygenium pacegnum* (MNHN Bol V 003644) (B) para ilustrar los estados de los caracteres 80 y 81. Dibujos tomados y editados de Shockey *et al.* (2012).

**81- Ángulo de las facetas articulares del unciforme con los metacarpos IV y V** (Fig. 97): (0) faceta articular del unciforme con el metacarpo V (si está presente) en un mismo plano o con una inclinación menor a 30 grados respecto de la faceta de articulación con el metacarpo IV; (1) faceta del metacarpo V a 45 grados (o más) respecto del plano definido por la faceta para el metacarpo V. Carácter 68 de Shockey *et al.* (2012).

**82- Compresión de las falanges ungueales de los dedos de las manos:** (0) compresión latero-medial; (1) compresión dorso-palmar, con la región distal y proximal aproximadamente del mismo ancho; (2) en forma de pezuña, con la región distal más ancha que la proximal. Carácter 69 de Shockey *et al.* (2012).

**83- Extremo inciso de las falanges ungueales de las manos:** (0) ausente, extremo redondeado o puntiagudo; (1) presente, con una fisura media evidente. Carácter 70 de Shockey *et al.* (2012).

**84- Cresta suprapatelar medial femoral:** (0) ausente, (1) presente. Carácter 71 de Shockey *et al.* (2012).

**85- Número de dedos en los pies** (ordenado): (0) pentadáctilos, pudiendo estar reducido el metatarso I; (1) tetradáctilos, faltando el metatarso I, (2) tridáctilos, con el metatarso I ausente y el metatarso V ausente o reducido a un elemento en forma de tarso. Carácter 72 de Shockey *et al.* (2012).

**86- Forma de la faceta articular del calcáneo con la fíbula**: (0) lenticular; (1) aproximadamente cuadrangular; (2) en forma de “cuña”, siendo el ancho proximal mayor que el ancho distal. Carácter 75 de Shockey *et al.* (2012).

**87- Orientación de la faceta ectal del calcáneo**: (0) orientación horizontal, mayormente visible en el calcáneo en vista dorsal; (1) oblicua, bien visible en vista medial. Carácter 76 de Shockey *et al.* (2012).

**88- Articulación calcáneo-navicular**: (0) ausente, sin evidencia de una faceta navicular en el calcáneo o de una faceta calcánea en el navicular; (1) presente, en forma de una pequeña faceta en el extremo distal del calcáneo que no parece estar asociada a la articulación distal con el cuboides; (2) presente, muy desarrollada. Carácter 77 de Shockey *et al.* (2012).

**89- Foramen astragalar superior**: (0) presente, entre la tróclea y el surco flexor asociado al músculo flexor *hallucis longus*; (1) ausente. Carácter 78 de Shockey *et al.* (2012).

**90- Forma del cuello del astrágalo**: (0) bien definido por una constricción clara que separa la cabeza del cuerpo; (1) cuello muy corto, sin una constricción (o apenas insinuada) que separa la cabeza del cuerpo del astrágalo. Carácter 80 de Shockey *et al.* (2012).

**91- Forma de la cabeza del astrágalo**: (0) cabeza subesférica que no cubre el cuerpo lateral en vista distal (no expandida lateralmente); (1) ovoide, expandida lateralmente cubriendo más de la mitad del cuerpo lateral en vista distal; (2) ovoide asimétrica, en forma de gota debido a la expansión lateral y plantar. Carácter 81 de Shockey *et al.* (2012).

**92- Simetría de la tróclea del astrágalo**: (0) simétrica, siendo las crestas lateral y medial de similar altura; (1) asimétrica, siendo la cresta lateral notablemente más alta que la medial. Carácter 83 de Shockey *et al.* (2012).

### 6.3 - Resultados

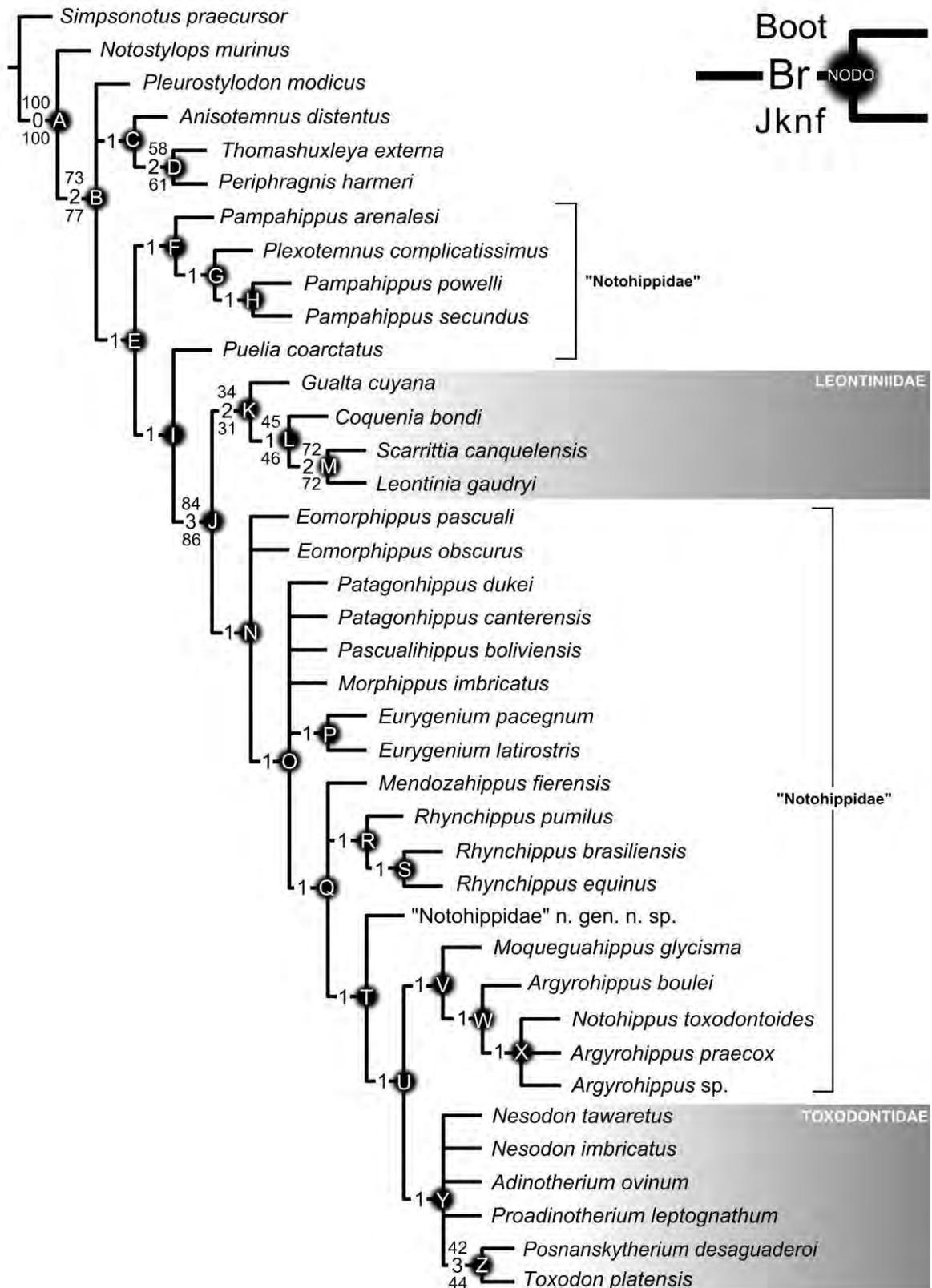
Como resultado del análisis se obtuvieron 75 AMP de 204 pasos (CI=0,603; RI=0,805), cuyo árbol de consenso estricto se muestra en la figura 98. De acuerdo a lo esperado, solo los Leontiniidae y Toxodontidae constituyeron grupos monofiléticos. A continuación se muestran las sinapomorfías comunes que soportan cada uno de los nodos internos del consenso estricto, las cuales se indican de la siguiente manera: n° de carácter <sup>estado</sup>. Entre paréntesis se indican aquellas que no están presentes en todos los AMP. El árbol de consenso estricto (con los números de nodo originales) y el listado completo de sinapomorfías se incluyen en el apéndice 10.5<sup>6</sup> en el formato de salida de TNT.

Nodo **B**: 41<sup>1</sup>, 45<sup>1</sup>, 53<sup>1</sup> 58<sup>1</sup>, (56<sup>1</sup>, 61<sup>1</sup>); Nodo **C**: 47<sup>1</sup>; Nodo **D**: 33<sup>1</sup>, 43<sup>1</sup>; Nodo **E**: 36<sup>1</sup>, 40<sup>1</sup>; Nodo **F**: 62<sup>1</sup>; Nodo **G**: 50<sup>0</sup>; Nodo **H**: 48<sup>2</sup>; Nodo **I**: 51<sup>1</sup>, 60<sup>1</sup>; Nodo **J**: 1<sup>1</sup>, 3<sup>2</sup>, 23<sup>2</sup>, 46<sup>1</sup>, 49<sup>1</sup>, 59<sup>1</sup>, 61<sup>0</sup>, 64<sup>1</sup>; Nodo **K**: 34<sup>1</sup>, 35<sup>1</sup>, 48<sup>2</sup>, (10<sup>1</sup>); Nodo **L**: 33<sup>1</sup>; Nodo **M**: 5<sup>4</sup>, 34<sup>0</sup>; Nodo **N**: 41<sup>0</sup>, 45<sup>2</sup> (56<sup>0</sup>); Nodo **O**: 38<sup>1</sup>, 48<sup>0</sup>, (63<sup>1</sup>); Nodo **P**: 37<sup>1</sup>, (42<sup>0</sup>, 50<sup>0</sup>); Nodo **Q**: (8<sup>2</sup>, 65<sup>1</sup>); Nodo **R**: 4<sup>1</sup>, 25<sup>2</sup> (10<sup>0</sup>, 22<sup>1</sup>); Nodo **S**: 50<sup>0</sup>; Nodo **T**: 40<sup>0</sup>, 42<sup>0</sup>; Nodo **U**: 45<sup>3</sup>; Nodo **V**: 37<sup>2</sup>; Nodo **W**: 30<sup>1</sup>; Nodo **X**: 63<sup>0</sup>, (66<sup>0</sup>); Nodo **Y**: 44<sup>1</sup> (2<sup>2</sup>, 7<sup>1</sup>, 26<sup>1</sup>, 28<sup>1</sup>, 31<sup>1</sup>, 32<sup>2</sup>, 33<sup>3</sup>, 34<sup>3</sup>, 52<sup>0</sup>, 53<sup>0</sup>, 55<sup>4</sup>, 77<sup>2</sup>); Nodo **Z**: 30<sup>1</sup>, 50<sup>0</sup>, 63<sup>0</sup>, 65<sup>0</sup>, 66<sup>0</sup>.

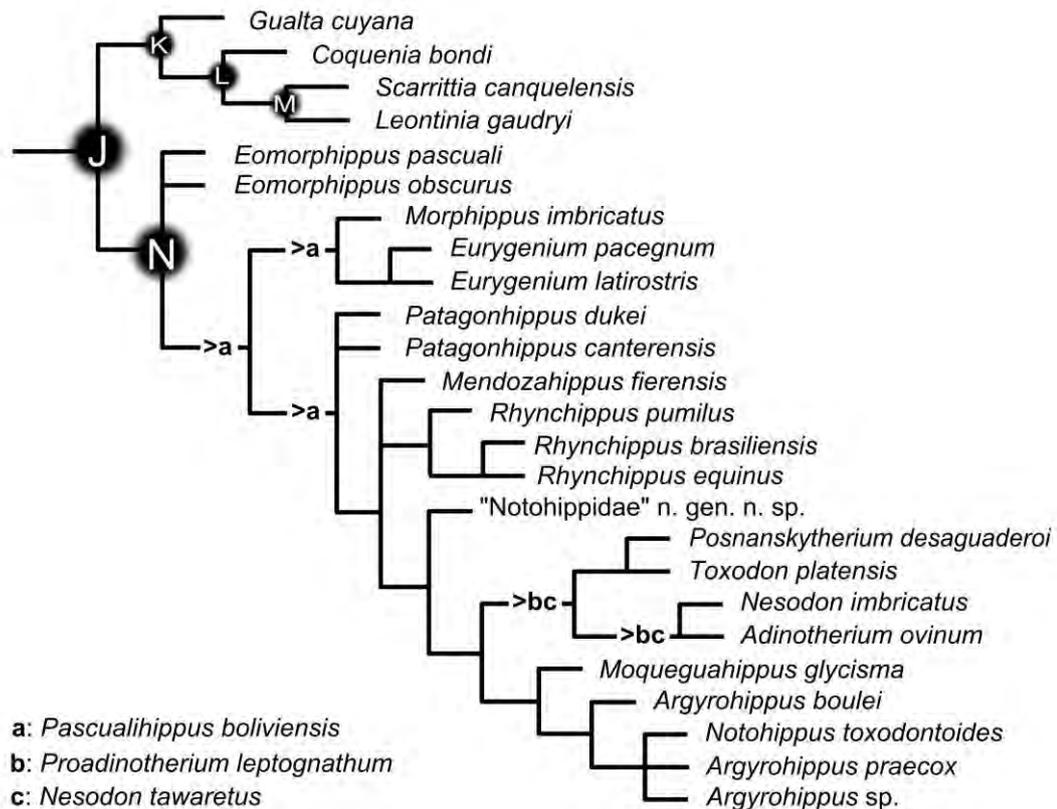
Respecto del protocolo de detección de taxones inestables, los resultados obtenidos mediante el script iterPCR (1000 réplicas) se muestran en la figura 99 y en el apéndice 10.6. El análisis señaló a *Pascualihippus boliviensis*, *Proadinothierium leptognathum* y *Nesodon tawaretus* como taxones de posición altamente variable en las sub réplicas.

---

<sup>6</sup> Nótese que en el apéndice, los caracteres están numerados de 0 a 91 (numeración asignada por TNT), mientras que en texto fueron numerados de 1 a 92.



**Fig. 98:** árbol de consenso estricto. Las letras A a Z identifican a los nodos, acompañados de los soportes de bremer (izquierda), bootstrap (arriba) y jackknife (abajo). No se muestran valores de bootstrap y jackknife menores de 30.



**Fig. 99:** árbol de consenso reducido (se muestra a partir del nodo J) y posiciones alternativas de taxones inestables.

## 6.4 – Discusión

### 6.4.1 – Politomías y taxones inestables

Antes de analizar los resultados concretos y sus implicancias en función de los objetivos propuestos, es necesario hacer una serie de apreciaciones generales respecto de los esquemas de relaciones obtenidos. Probablemente uno de los elementos más evidentes del árbol de consenso estricto (Fig. 98) sea la politomía que se observa a nivel del nodo O, y en menor medida, las de los nodos B, N y Q. Una politomía no es otra cosa que la incongruencia respecto de la constitución de un nodo determinado en los diferentes AMP. Por definición, los AMP son igualmente probables (su topología implica igual cantidad de transformaciones de estado), motivo por el cual no se puede “elegir” uno por sobre el otro. El resultado gráfico de la aplicación de este criterio es el “colapso” de las ramas que dicho nodo involucra.

Sin embargo, la incongruencia entre los AMP puede tener una base difusa (originada en la información contradictoria brindada por numerosos caracteres que soporten diferentes posiciones de varios taxones) o puntual, originada por la inestabilidad de taxones específicos. La mera identificación del tipo de politomía constituye en sí información valiosa, y en el caso del segundo tipo, existen herramientas que permiten detectar esos taxones y explorar la topología mediante un árbol de consenso reducido sin excluirlos *a priori* del análisis (Pol y Escapa, 2009). Solo una de las tres especies identificadas como taxones inestables corresponde a un “Notohippidae” (*Pascualhippus boliviensis*), mientras que *Proadinotherium leptognathum* y *Nesodon tawaretus* ocupan posiciones alternativas siempre dentro de Toxodontidae (Fig. 99 y apéndice 10.6).

Las posiciones alternativas de *Pascualhippus boliviensis* se dieron en torno al nodo O, ubicándose como taxón hermano de este nodo (o nodos “próximos” no reconstruidos en el consenso reducido), o dentro del clado de finido por el nodo O, ya sea como taxón hermano del clado conformado por *Morphippus* y *Eurygenium* (o nodos “próximos”), o del clado conformado por *Patagonhippus*, *Mendozahippus*, *Rhynchippus*, los “Notohippidae derivados” y Toxodontidae (Fig. 99). No se detectaron caracteres puntuales conflictivos que soporten sus posiciones alternativas, pero sí se identificaron varios caracteres cuya determinación de estados contribuiría a resolver su posición (Apéndice 10.6). En su mayoría corresponden a caracteres craneanos de la región dorsal (preservada parcialmente), posterior (faltante), mandibulares (mandíbula desconocida), y postcraneanos (postcráneo también desconocido).

Más allá de su ubicación precisa, cualquiera de las posiciones alternativas de *P. boliviensis* difiere de la posición que se observa en la hipótesis filogenética de Shockey (1997) (en la que se lo muestra como taxón hermano de los Toxodontidae) (Fig. 89 B) y de la posición que ocupa en la hipótesis filogenética de Deraco y García-López (2015) (como taxón hermano del clado *Argyrohippus* + Toxodontidae) (Fig. 90 B). En el caso de Shockey (1997), su estrecha relación con los Toxodontidae se explicó en base al arco premaxilar alineado transversalmente. En el caso de Deraco y García-López (2015), las sinapomorfías (homoplásicas) que soportaron dicho nodo fueron un arco premaxilar transversal, la presencia de foseta posterolabial, los procesos ascendentes del premaxilar desplazados hacia atrás, y la presencia de una fosétida

elongada transversalmente entre el hipolófidio y el entolófidio en estadíos avanzados de desgaste.

De ellas, la presencia de la fosétida entre el entolófidio y el hipolófidio (carácter 66 de este análisis) no se ha determinado ya que si bien fue mencionada por Shockey (1997) para dos especímenes de asignación genérica (UF 149219 y 149224), la imposibilidad de revisarlos de primera mano y de asignarlos fehacientemente a *P. boliviensis*, han motivado la decisión conservadora de no considerarlos para el relevamiento del estado del carácter. En cuanto a la forma de los procesos ascendentes de los premaxilares, el carácter se definió aquí de manera similar pero no igual (carácter 4). No solo se tuvo en cuenta su desplazamiento posterior sino también su forma (en forma de “S” bien notoria, en la cual la sutura premaxilo-maxilar copia en gran medida el dibujo del margen anterior del proceso ascendente [estado 1]). El motivo por el cual se replanteó de esta manera, fue por la dificultad que se encontró al momento de reconocer los estados en la forma en que fueron planteados originalmente por Billet (2011) y retomado por Deraco y García-López (2015).

De acuerdo a la nueva definición del carácter, el estado 1 está presente en MLP 67-II-27-27 (*Puelia coarctatus*), *R. equinus*, *R. pumilus*, y en el toxodóntido *Nesodon imbricatus*, siendo una plesiomorfía en el contexto de este análisis. De cualquier manera, la posición inestable de este taxón y la condición homoplásica de las sinapomorfías que soportaron su posición en los análisis de Shockey (1997) y Deraco y García-López (2015), ponen de manifiesto la necesidad de contar con nueva información morfológica para resolver sus relaciones dentro de los Toxodontia. Esta información deberá surgir de eventuales nuevos hallazgos (ej. restos mandibulares más completos) o de la reinterpretación de los datos en términos de planteos novedosos de caracteres y codificación de estados.

#### 6.4.2 – Los “Notohippidae” en el contexto de los Toxodontia

La condición monofilética (esperada) de Leontiniidae y Toxodontidae es consistente con numerosas hipótesis previas (Cifelli, 1993; Shockey, 1997; Cerdeño y Vera, 2010; Billet, 2010, 2011; García-López y Powell, 2011; Shockey *et al.*, 2012; Billet y Muizon, 2013; Deraco y García-López, 2015; García-López *et al.*, 2017a;

Hernández Del Pino *et al.*, 2017). Esta coincidencia se da también a nivel de su ubicación en la topología, siendo los Toxodontidae un clado hermano de los mal llamados “Notohippidae derivados” (nodo V). En cuanto a los Leontiniidae, se ubicaron como grupo hermano del clado constituido por los “Notohippidae” *sensu stricto* + Toxodontidae (nodo N en este análisis) (Fig. 98). Por el contrario, no se identificaron sinapomorfías que soporten a los “Isotemnidae”, un indicio más en favor de su probable condición parafilética que pone de manifiesto la necesidad de una revisión sistemática integral del grupo. En cuanto a los “Notohippidae”, tampoco constituyeron un clado. A diferencia de lo mencionado para los “Isotemnidae”, y por ser el grupo núcleo del análisis, el patrón de agrupamiento observado permitió ir un poco más profundo en su interpretación e implicancias.

Una manera de comenzar a discutir algunos puntos importantes es distinguir aquellos “Notohippidae” que quedan “por fuera” del clado N, de aquellos contenidos por el clado N. Dentro de los primeros encontramos a *Puelia*, *Pampahippus* y *Plexotemnus* (mal llamados “Notohippidae basales” y considerados “Notohippidae” solo bajo la definición *sensu lato* de Bond y López [1993]), mientras que aquellos que forman parte del agrupamiento definido por el nodo N, corresponden a “Notohippidae” clásicos (*sensu stricto* de Simpson [1967a]). Las sinapomorfías que en todos los AMP definieron al nodo N fueron la ausencia de cíngulo labial en los premolares superiores (41<sup>0</sup>) y la presencia de una o dos crestas correspondientes a proyecciones del ectolofa que invaden la fosa central y le otorgan un aspecto lobulado (45<sup>2</sup>). Como se mencionó al momento de definir el carácter, la codificación de este último requiere tener muy en cuenta el factor desgaste (García-López *et al.*, 2017a) y considerarlo cuidadosamente al momento de la determinación de los estados en cada taxón.

En este contexto (en el que los “Notohippidae” predeadenses *Puelia*, *Pampahippus* y *Plexotemnus* quedan excluidos del clado N), cuesta pensar en una definición *sensu lato*. *Puelia* (representado en este análisis por los especímenes MLP 67-II-27-27 y MACN A 10964A), se ubicó como dentro del clado I como taxón hermano del clado J (ver más adelante) (Fig. 98). Las sinapomorfías señaladas para el nodo I fueron la presencia de un patrón “lofodonte típico” (51<sup>1</sup>) y la ausencia de la “cúspide accesoria” por delante del extremo lingual del metalófido (60<sup>1</sup>). Esta posición es coincidente con la hipótesis de Shockey (1997), y en parte con la de

Cerdeño y Vera (2010) (Fig. 90). En este último caso, *Puelia coarctatus* se ubicó como taxón hermano de *Plexotemnus complicatissimus*, dentro de una politomía junto *Pampahippus arenalesi* y al clado que agrupó al resto de los toxodontes del análisis. Por el contrario, difiere de la hipótesis de Deraco y García-López (2015), en la que *Puelia* se ubicó como taxón hermano del clado que agrupó a los “Notohippidae” *sensu* Simpson (1967a) y Toxodontidae, es decir, formando parte de un clado equivalente al clado J de este análisis.

Este agrupamiento, (aquí referidos preliminarmente como “eutoxodontoideos”), incluye a los Leontiniidae, los géneros *Eomorphippus*, *Patagonhippus*, *Pascualihippus*, *Morphippus*, *Eurygenium*, *Mendozahippus*, *Rhynchippus*, *Moqueguahippus* y “Notohippidae” n. gen., n. sp. (todos ellos sin asignación familiar), los “Notohippidae” *sensu* Simpson (1932) (que luego devinieron en “Notohippinae”) y los representantes de Toxodontidae (Fig. 98). Las sinapomorfías que lo definen son el gran desarrollo dorsal o posterodorsal del premaxilar por delante de las fosas nasales (por lo que las fosas nasales se abren en una posición retirada respecto del borde alveolar) (1<sup>1</sup>), la ubicación del foramen infraorbital a nivel del M2 o más atrás (3<sup>2</sup>), el nacimiento de las crestas palatinas sin rebordes ni procesos por delante de las coanas (23<sup>2</sup>), molares fuertemente curvados (de ahí el término “eutoxodontoideos” [toxodontes verdaderos]) (46<sup>1</sup>), cíngulo distal en los molares superiores bien proyectado, pudiendo devenir con el desgaste en una foseta distal aproximadamente circular (49<sup>1</sup>), paralófido bien desarrollado en los molares inferiores (59<sup>1</sup>), ausencia de cúspide accesoria por detrás del extremo distal del metalófido en los molares inferiores (61<sup>0</sup>) y talónido muy extendido por detrás del entolófido (64<sup>1</sup>). La fortaleza de este agrupamiento en términos de sinapomorfías y medidas de soporte (bremer=3; bootstrap=84; jackknife=86) desafía aún más la definición *sensu lato* de Bond y López (1993).

Si bien en el caso de Deraco y García-López (2015) *Puelia* se ubicó dentro del clado equivalente a los “eutoxodontoideos” aquí propuestos (en coincidencia con Billet [2011]), en ambos análisis el relevamiento de estados de caracteres de *Puelia* se realizó exclusivamente a partir del espécimen MLP 67-II-27-27 (por dudas respecto de la asignación específica de éste y otros especímenes), por lo que no se pudieron relevar caracteres mandibulares. Billet (2011) atribuyó a esta circunstancia la diferencia posicional de *Puelia* (en su hipótesis) respecto de la posición del género en

la hipótesis de Shockey (1997). Nuevamente queda en evidencia la necesidad de una revisión integral del género y de las asignaciones taxonómicas de los materiales, como fuera señalado en la sección 4.2.3.

Por su parte, las especies de *Pampahippus* conformaron un clado (definido por el nodo F) junto a *Plexotemnus*, soportado por la presencia de un entocónido bunoide y aislado en el p3 y el p4. Este clado se ubicó como grupo hermano del clado I, dentro del agrupamiento definido por el nodo E (Fig. 98). Las sinapomorfías que en todos los AMP soportaron al nodo E fueron el aspecto incisiforme de los caninos superiores y un tamaño similar (36<sup>1</sup>) y la apertura mesiolingual de la fosa central en los premolares superiores (puede cerrarse en piezas muy desgastadas) (40<sup>1</sup>). Así, los tradicionales “Isotemnidae” quedaron excluidos del clado E, aunque sin constituirse como grupo monofilético. Si bien *Anisotemnus*, *Thomashuxleya* y *Periphragnis* sí lo hicieron (clado C), *Pleurostylodon modicus* se ubicó junto a los clados C y E sin resolver su posición en relación a estos agrupamientos. De cualquier manera, su ubicación (por fuera del clado C y E) coincide con la hipótesis de Deraco y García-López (2015) y con la asignación como grupo externo en los análisis de Shockey (1997) y Cerdeño y Vera (2010) (Fig. 90).

El resto de los “Notohippidae” (*Eomorphippus* y los géneros deseadenses y postdeseadenses) se ubicaron dentro del clado N. Sin embargo, así como no se encontró un nodo que respaldara la definición *sensu lato* de Bond y López (1993), tampoco se corroboró la constitución de alguno que pudiera asociarse a una definición comparable a la propuesta por Simpson (1967a). De hecho, no surge del análisis del consenso estricto (Fig. 98), ni del consenso reducido obtenido mediante el procedimiento de detección de taxones inestables (Fig. 99), ningún patrón de agrupamiento que pudiera respaldar alguna propuesta de definición que incluya a la mayoría de los “Notohippidae”. De todas maneras, en un contexto sistemático-filogenético tan discutido, detectar agrupamientos (aunque sean de orden mayor), brinda elementos de análisis para promover el debate. Indudablemente, la información que aporten los “Isotemnidae” será fundamental para sostener o romper el clado N de acuerdo a como se lo define aquí. Paralelamente, la incorporación de caracteres asociados al oído (o la determinación de los estados en varios taxones cuya morfología aún no ha sido explorada), será también clave para evaluar el valor sistemático-filogenético de este clado.

### 6.4.3 – Agrupamientos “subfamiliares”

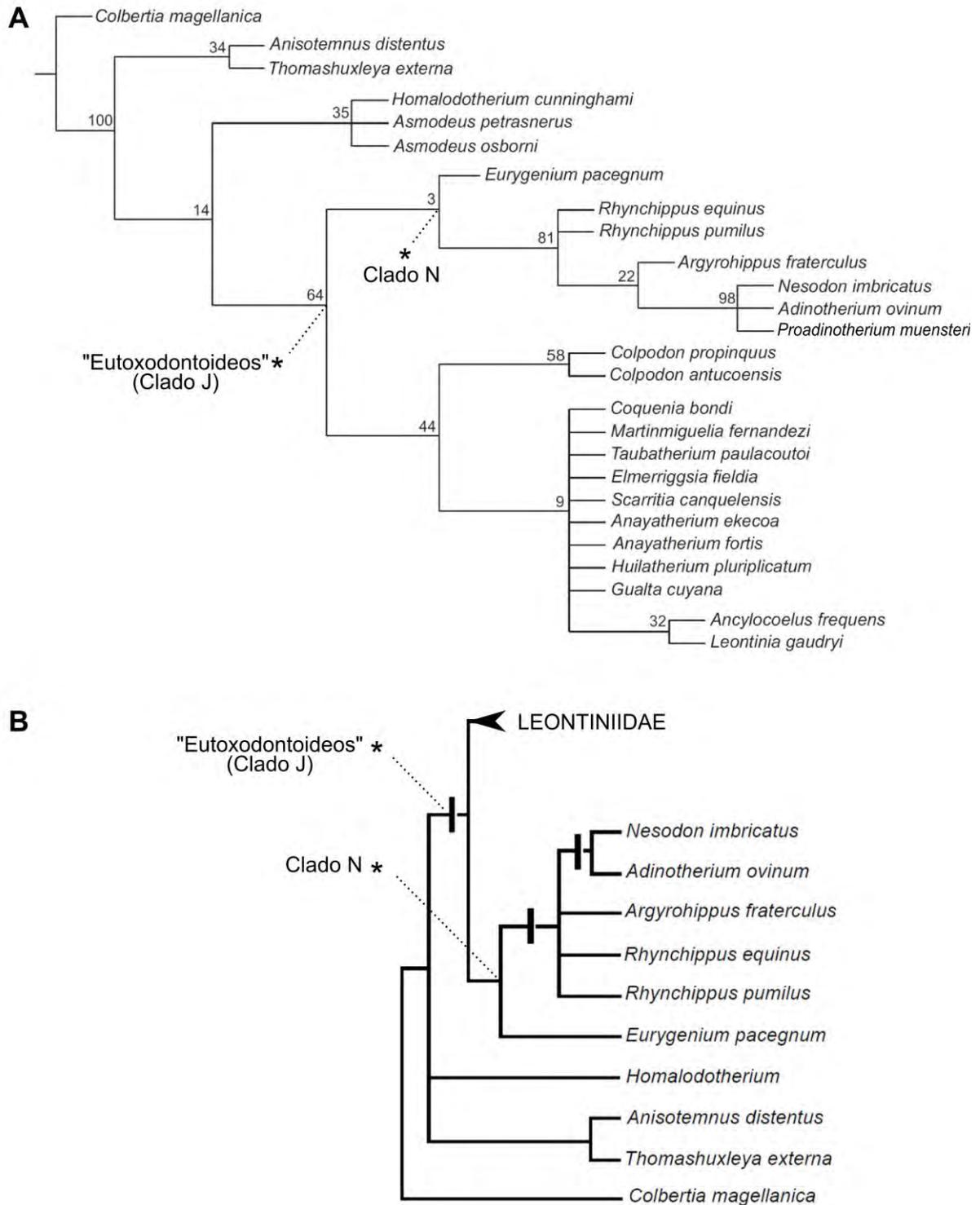
Lo primero que se debe aclarar es que ante la invalidez (desde el punto de vista de la sistemática filogenética) del término “Notohippidae” (*sensu* Bond y López [1993] o *sensu* Simpson [1967a]), pierde sentido hablar de agrupamientos subfamiliares, y es por este motivo que se emplearon las comillas en el título del apartado. Esto no implica un impedimento para discutir analíticamente los patrones de agrupamiento observados, ni para establecer comparaciones entre los nodos internos del clado N con los agrupamientos “Rhynchippinae” y “Notohippinae” sugeridos por Simpson (1945).

Como se mencionó en el apartado 6.1.2, los “Rhynchippinae” surgieron como un cambio de categoría taxonómica de los “Rhynchippidae” de Loomis (1914), quien había fundamentado su propuesta en base a las similitudes morfológicas que mostraban *Rhynchippus*, *Morphippus* y *Eurygenium*. Concretamente, las características que mencionó para los “Rhynchippidae” (que constituyeron la base de los “Rhynchippinae” que luego propondría Simpson [1945]) eran la presencia de molares braquiodontes o mesodontes, la ausencia o escaso desarrollo de la segunda cresta, incisivos incisiviformes, “miembros esbeltos”, pies digitígrados, y manos y pies tridáctiles. Sin embargo, las características postcraneanas se basaron solo en *Rhynchippus* (no se conocía postcráneo de *Eurygenium* en ese momento), mientras que aquella referida al patrón de crestas carece de sentido al día de hoy si se tiene en cuenta que (como se mencionó en el capítulo anterior) la dentición superior de *Morphippus* se considera desconocida.

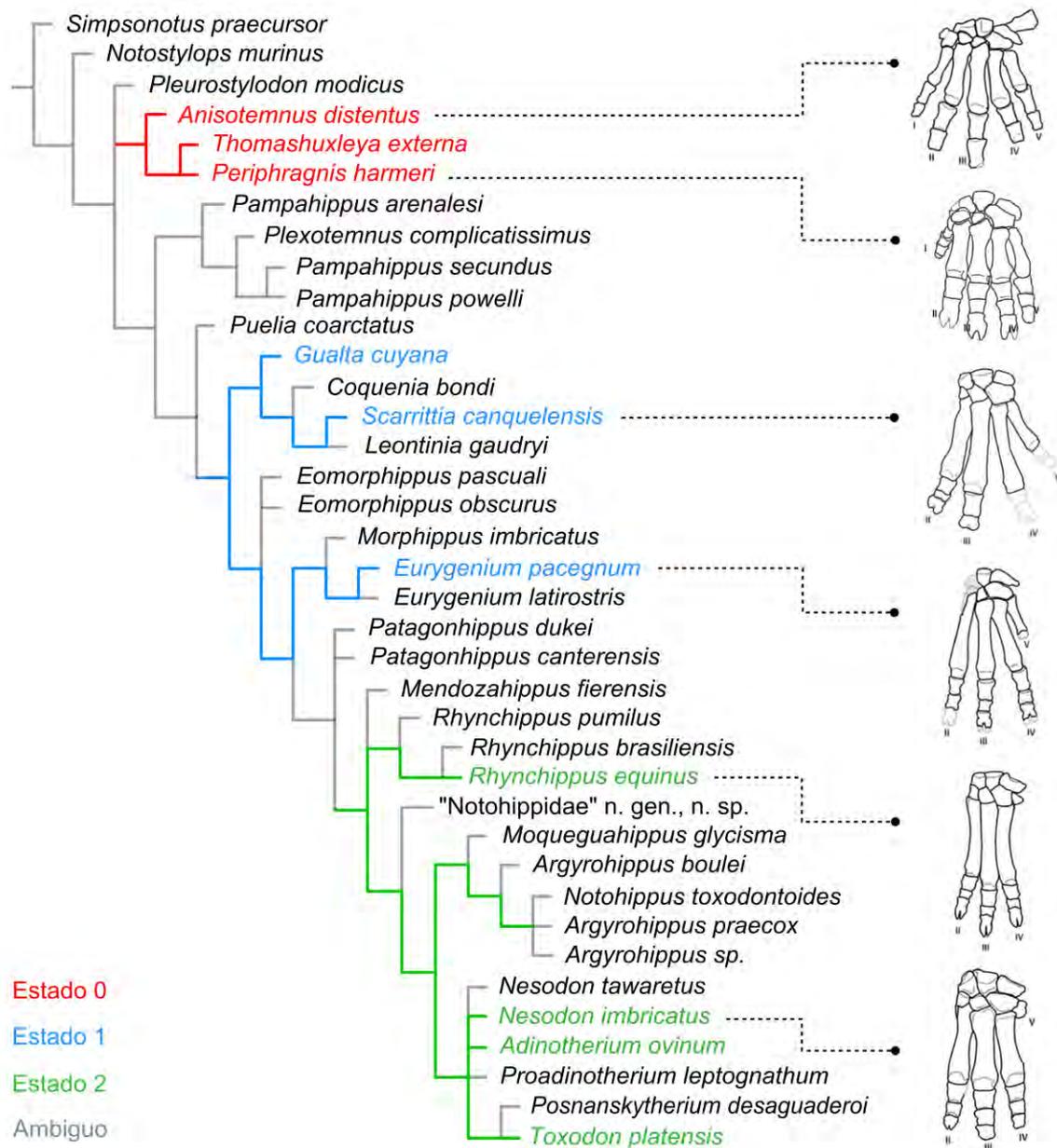
Cifelli (1993), cuyo análisis no soportó la monofilia de los “Notohippidae” pero sí la de agrupamientos comparables a los de las subfamilias, mencionó como sinapomorfías de los “Rhynchippinae” la pérdida de la hendidura labial en los primeros premolares inferiores y la pérdida del pliegue entre el parastilo y el paracono en los premolares (posteriores) y molares superiores. La primera de ellas corresponde a un carácter pobremente definido que impide evaluar la asignación de estados y su valor diagnóstico. En el caso de la segunda, (referida a la dentición superior), cabe la misma aclaración que se hizo en el párrafo anterior respecto del desconocimiento de la dentición superior de *Morphippus*.

En el árbol de consenso estricto (Fig. 98), los “Rhynchippinae” forman parte de la politomía a nivel del nodo N (en el caso de *Eomorphippus*), del clado O (en el caso de *Eurygenium* y *Morphippus*), y del clado Q en el caso de *Rhynchippus*. Por su parte, en el consenso reducido obtenido a partir del protocolo de detección de taxones inestables (Fig. 99), se puede observar que *Morphippus* y *Eurygenium* sí conforman un clado. El mapeo de sinapomorfías sobre el consenso reducido (habiendo excluido a los taxones inestables) mostró que el nodo se soporta solo por la extensión posterior de la sínfisis mandibular hasta el nivel de los molares (28<sup>1</sup>). Teniendo en cuenta las aclaraciones respecto de las características diagnósticas mencionadas por Loomis (1914) para los “Rhynchippidae”, la ausencia de sinapomorfías relacionadas con las estructuras a las cuales él se refirió resultó esperable.

En cuanto a *Rhynchippus*, se ubicó en una posición más próxima a los “Notohippidae” postdeseadenses que a los géneros *Morphippus* y *Eurygenium*. Esta posición difiere de la sugerida por la hipótesis filogenética de Cerdeño y Vera (2010) (Fig. 90 A), en la que fue *Eurygenium* quien ocupó una posición más próxima a *Argyrohippus* y a los representantes de Toxodontidae. Sin embargo, es semejante a la posición que ocupó en el consenso estricto de Shockey *et al.* (2012 [“*toxodont analysis*”]) y en el consenso reducido obtenido a partir del protocolo iterPCR de Hernández Del Pino *et al.* (2017), ambos análisis enfocados en los Leontiniidae y caracterizados por la incorporación de numerosos caracteres postcraneanos (Fig. 100). Por otra parte, la hipótesis de Cerdeño y Vera (2010) resulta poco consistente con la tendencia a la reducción en el número de dedos que se observa en los Toxodontia. A pesar de su condición ambigua en numerosos nodos (por tratarse de una entrada faltante para la mayoría de las OTU) y de la decisión *a priori* de asignar igual peso a todos los caracteres del análisis, no deja de ser un elemento gravitante al momento de discutir hipótesis de ancestralidad (Fig. 101).



**Fig. 100:** árbol de consenso reducido con taxones inestables de Hernández Del Pino *et al.* (2017) (A), y consenso estricto de Shockey *et al.* (2012 [*“toxodont analysis”*]) (B). Los asteriscos en los esquemas señalan los nodos que definen a los clados J (“eutoxodontoideos”) y N, y no corresponden a las figuras originales.



**Fig. 101:** mapeo del carácter 79 (número de dedos en la mano) sobre el árbol de consenso reducido (sin el taxón inestable *Pascualhippus boliviensis*). Dibujos tomados y editados de Shockey *et al.* (2012).

Las posiciones de *Eomorphippus* y *Mendozahippus* también resultaron sensiblemente diferentes respecto de la hipótesis de Cerdeño y Vera (2010). En el caso de las especies de *Eomorphippus*, se ubicaron (en la hipótesis aquí propuesta) dentro del clado N, en una politomía junto al clado O, similar a lo que se observa en las hipótesis de Shockey (1997), Deraco y García-López (2015) y Hernández Del Pino *et al.* (2017). En cambio, en la hipótesis propuesta por Cerdeño y Vera (2010), *Eomorphippus* se ubicó llamativamente junto a *Argyrohippus*, *Eurygenium* y los

Toxodontidae *Adinotherium*, *Proadinotherium* y *Nesodon*. Las sinapomorfías que soportaron tal agrupamiento (nodo 7 en dicho análisis) fueron la presencia de procesos pterigoideos (y alas) robustos, presencia de constricción palatal, y forámenes premaxilares (aquí referidos como forámenes incisivos) reducidos. Respecto de los procesos pterigoideos y de los forámenes premaxilares, constituyeron entradas faltantes para *Eomorphippus* en aquel análisis, mientras que la constricción palatal suele mostrar una variación gradual (difícil de codificar como presencia/ausencia) y por lo tanto se lo considera con cautela.

Por otra parte, la posición de *Eomorphippus* arrojada por el análisis de Cerdeño y Vera (2010) resulta poco probable desde un punto de vista estratigráfico. Dicha hipótesis (Fig. 90 A) implicaría “desplazar” los nodos ancestrales que definen los clados 7, 6, 5 y 4 (todos ellos constituidos por taxones deseadenses y postdeseadenses) hasta el Mustersense, y plantear la existencia de varios linajes fantasma asociados a registros exclusivamente deseadenses. La riqueza del registro de varios de estos taxones (*Rhynchippus*, *Argyrohippus*, *Eurygenium*, *Adinotherium*, *Nesodon*) y su ausencia en localidades con niveles predeseadenses muy prospectados (como Gran Barranca y otras localidades del sureste de Chubut), hacen de este un escenario poco probable. Por el contrario, la ubicación de *Eomorphippus* “por fuera” del clado definido por el nodo O (o nodos equivalentes en los análisis mencionados), resulta mucho más consistente con el registro estratigráfico.

En cuanto a *Mendozahippus*, su ubicación en la hipótesis de Cerdeño y Vera (2010) como el taxón hermano del clado que agrupó al resto de los “Notohippidae” incluidos y a los representantes de Toxodontidae (Fig. 90 A) difiere claramente de la posición obtenida en el contexto de este análisis (Fig. 98). Sin embargo, las autoras señalaron que dado el bajo soporte obtenido, serían necesarios nuevos análisis más inclusivos para proponer relaciones con mayor respaldo. Por otra parte, mencionaron también que algunas características morfológicas de *Mendozahippus fierensis* (proporciones craneanas, la forma del paladar, el aspecto general de los fragmentos mandibulares) eran similares a lo observado en *Rhynchippus equinus*. Teniendo en cuenta estas consideraciones, la posición de *Mendozahippus* sugerida por la hipótesis filogenética aquí propuesta (formando parte del clado definido por el nodo Q [Figs. 98 y 99]), resulta perfectamente plausible.

Respecto del “Notohippidae” n. gen. n. sp., se ubicó dentro del clado definido por el nodo T como taxón hermano del clado que agrupó a los “Notohippidae” postdeseadenses (más *Moqueguahippus glycisma*) y a los Toxodontidae. Las sinapomorfías que definieron el nodo T fueron la ausencia de apertura mesiolingual de la fosa central en premolares superiores (40<sup>0</sup>) y la ausencia de cíngulo labial en premolares superiores (42<sup>0</sup>). Si bien para el carácter 40 fue determinado el estado 0 (ausente) en el “Notohippidae” n. gen. n. sp., el espécimen (único) presenta un desgaste medio-avanzado, por lo que no debería descartarse la posibilidad de que se haya cerrado tardíamente. La revisión de material actualmente en preparación y eventuales nuevos hallazgos permitirán confirmar los aspectos de la morfología oclusal que aquí se infieren a partir de lo que deja ver el desgaste.

Finalmente, el clado W (*Argyrohippus* + *Notohippus*) del consenso estricto (Fig. 98) encuentra una relación bastante directa con la “subfamilia Notohippinae” propuesta por Simpson (1945) y soportada por la hipótesis filogenética de Cifelli (1993). La única sinapomorfía común a todos los AMP que soporta la constitución del nodo W es la ausencia de caninos (o presencia vestigial) (30<sup>1</sup>). En cuanto a la presencia de una gruesa capa de cemento en la superficie de las coronas (37<sup>2</sup>), constituye una sinapomorfía del clado V, el cual incluye a *Moqueguahippus glycisma* como taxón hermano del clado conformado por *Argyrohippus* y *Notohippus*.

## 6.5 – Conclusiones

1- La hipótesis filogenética obtenida resultó incompatible con la hipótesis de monofilia de los “Notohippidae” en cualquiera de las dos definiciones históricamente contrapuestas (*sensu stricto* [Simpson, 1967a] y *sensu lato* [Bond y López, 1993]). Ambas definiciones se basaron en elementos diagnósticos reales, capaces de agrupar un conjunto de formas afines, pero sin que ese agrupamiento refleje estrictas relaciones de ancestralidad. Los “Notohippidae”, entendidos de acuerdo a cualquiera de estas dos definiciones, constituyen un grupo parafilético, y por lo tanto no válido desde el punto de vista de la sistemática filogenética. La coincidencia de esta observación con la de numerosos análisis filogenéticos de referencia fortalece esta conclusión a pesar del bajo soporte general de los nodos que constituyen la topología consenso.

2- La aplicación de protocolos complementarios al cálculo del consenso estricto, como el análisis de congruencia posicional iterativo reducido (iterPCR), permitió evaluar el origen de las politomías asociadas a los nodos B, N, O y Q. En el caso del nodo O (la más relevante en el contexto de este análisis, su explicación no se da a partir de la incongruencia posicional de muchos taxones sino a las posiciones alternativa de *Pascualihippus boliviensis*. A su vez, la inestabilidad del taxón no está asociada a la información contradictoria de diferentes caracteres sino a la falta de información (entradas faltantes) relacionadas a regiones fuertemente diagnósticas como la mandíbula, y en menor medida, regiones del cráneo no referidas a la dentición, y del postcraneano.

3- El clado J del consenso estricto representa un agrupamiento potencialmente valioso desde un punto de vista sistemático-filogenético. Referido aquí como “eutoxodontoideos”, su recurrencia en hipótesis filogenéticas previas y su fortaleza en términos de sinapomorfías y medidas de soporte permitirían proponer una denominación formal (¿Eutoxodontoidea?) para hacer referencia a este clado. En el contexto particular de este análisis, el posicionamiento por fuera de este clado de *Pampahippus*, *Plexotemnus* y *Puelia* desafía severamente la hipótesis de una relación estrecha entre estos taxones y los “Notohippidae” deseadenses y postdeseadenses sugerida por Bond y López (1993).

4- El clado N del consenso estricto, identificado en todas las hipótesis filogenéticas mencionadas (Figs. 89, 90, 98, 100), también representa un agrupamiento potencialmente valioso desde una perspectiva sistemática-filogenética. Una ampliación del muestreo taxonómico, principalmente a nivel de los “Isotemnidae” y Leontiniidae, permitirá poner a prueba la constitución de este clado y eventualmente fortalecer su soporte.

5- Dentro del clado N, el nodo V define un clado que se ubicó (junto a *Moqueguahippus glycisma*) como grupo hermano de los Toxodontidae. Este agrupamiento se corresponde con los “Notohippinae” (Simpson, 1945). Más allá de que su categoría taxonómica pierde sentido en un contexto de parafilia de los “Notohippidae”, constituye en sí un grupo monofilético. Por el contrario, no se identificó ningún clado que agrupe a los “Rhynchippinae”, algo esperado en función de lo sugerido por las hipótesis previas de Shockey (1997), Cerdeño y Vera (2010),

García-López y Powell (2011), Deraco y García-López (2015), García-López *et al.* (2017a) y Hernández Del Pino *et al.* (2017).



## 7: ESTIMACIÓN DE MASA CORPORAL Y TIPO DE ALIMENTACIÓN

A lo largo del siguiente capítulo se abordará el cuarto y último objetivo planteado en la introducción general. A diferencia de los capítulos anteriores, el enfoque será morfo-funcional, y buscará indagar acerca de dos aspectos paleobiológicos básicos de los “Notohippidae” como son la masa corporal y el tipo o modo de alimentación.

### 7.1 – Introducción

El principio de correlación forma-función (Radinsky, 1987) establece que, partiendo de una relación conocida entre la forma y la función de una estructura, es posible inferir aspectos acerca de la segunda a partir del conocimiento de la primera (Vizcaíno *et al.*, 2013). A diferencia de otras aproximaciones (como la biomecánica) un enfoque morfo-funcional implica el desarrollo de modelos comparativos, que en el caso de taxones fósiles sin descendientes actuales, conlleva la selección de “análogos funcionales” que permiten evaluar (cuantificar, describir) la relación forma-función para ser luego “extrapolada” a las especies fósiles. Debe notarse que más allá del la rigurosidad con la que luego se analicen los datos, el paso inicial (la selección de los análogos) tiene un fuerte componente subjetivo. Respecto del foco en las estimaciones de masa y el tipo o modo de alimentación, no es una decisión arbitraria sino basada en la información que puede extraerse, en instancias superiores de análisis, de estos atributos. De acuerdo a Vizcaíno *et al.* (2008) el tamaño corporal, la dieta, y la preferencia y uso del sustrato, constituyen aspectos esenciales de los organismos y potencialmente muy informativos desde un punto de vista ecomorfológico.

#### 7.1.1 – Inferencia dietaria

Los fósiles son raramente preservados con alguna evidencia física directa de la dieta. Por esta razón, las inferencias asociadas a los tipos, modos o estrategias de

alimentación (ver más adelante) se basan en evidencias indirectas relacionadas a la morfología del cráneo, de la mandíbula o la dentición.

Probablemente una de las características que primero se asoció a la inferencia dietaria fue la altura relativa de las coronas, siendo la hipsodoncia interpretada como una adaptación funcional a una dieta abrasiva (Van Valen, 1960; Janis y Fortelius, 1988; Janis, 1995). Sin embargo, existen numerosas líneas de evidencia morfofuncional que permiten generar hipótesis referidas al tipo de alimentación.

Tal es el caso de los análisis de micro y mesodesgaste. Los primeros evalúan los patrones de ralladuras y marcas que los diferentes tipos de alimentos dejan sobre la superficie del esmalte (Walker *et al.*, 1978; Teaford, 1988; Solounias y Moelleken, 1992a, 1992b, 1993a, 1993b, 1994; Janis, 1995; Solounias y Semprebon, 2002). Los segundos, se basan en los patrones de desgaste que exhiben las piezas dentarias y las facetas que se generan sobre la superficie oclusal (Fortelius y Solounias, 2000). De acuerdo a los autores, la hipsodoncia, la estructura del diente, la morfología asociada a la masticación, etc., son “adaptaciones de largo tiempo” (*evolution in deep geological time*). En el otro extremo, los patrones de microdesgaste brindan información puntual, acotada solo a un período específico de la vida de un individuo, y no representan necesariamente el verdadero espectro de su dieta. Entre estos extremos, los patrones de mesodesgaste brindan información a escala ecológica, siendo éste (el de la escala) un elemento importante a la hora de la interpretación. En el contexto de los notoungulados, se destaca el análisis de Croft y Weinstein (2008) por ser la primera aplicación del método de mesodesgaste a representantes de este orden.

Paralelamente, también se propusieron líneas de evidencia asociadas a la morfología craneana y mandibular. El largo del cráneo en relación al tamaño corporal, el ancho relativo del hocico y del paladar, el largo relativo de la serie premolar, la forma del premaxilar, el tamaño relativo del basicráneo, el ángulo basicraneal, la posición de la fosa glenoidea, la robustez mandibular, la forma del arco cigomático y la posición de la órbita, son algunas de las características que, en artiodáctilos y perisodáctilos, muestran patrones diferentes entre especies ramoneadoras y pastadoras (Janis y Ehrhardt, 1988; Solounias y Moelleken, 1993a; Janis, 1988, 1995; Dompierre y Churcher, 1996; Shockey, 1997; Williams y Kay, 2001; Pérez-Barbería y Gordon, 2001; Clauss *et al.*, 2008). Facilitado en gran medida por el desarrollo técnico y estadístico, la incorporación de numerosas variables morfométricas (muchas de

ellas asociadas a las características recién mencionadas) se hizo posible mediante los análisis multivariados. Entre ellos, destaca el trabajo de Mendoza *et al.* (2002), quienes examinaron numerosas variables morfométricas craneanas a través de análisis discriminantes para predecir dieta (*feeding behaviour*) y preferencia de hábitat en ungulados fósiles.

Así como el trabajo de Croft y Weinstein (2008) resultó especialmente relevante en el contexto de los análisis de mesodesgaste por ser el primero en incluir a representantes de Notoungulata, el trabajo desarrollado por Cassini *et al.* (2011) lo fue en el contexto metodológico de los análisis morfométricos cráneomandibulares multivariados. Sus análisis incluyeron 13 familias de artiodáctilos y perisodáctilos y cinco géneros de Notoungulata pertenecientes a los subordenes Typotheria y Toxodontia. En una instancia posterior, la sustitución de las variables métricas por variables de forma obtenidas a partir del desplazamiento (en el espacio o en el plano) de puntos anatómicos homólogos (*landmarks*) derivó en aproximaciones como la de Cassini (2013), siendo éste el único antecedente de inferencia dietaria en notoungulados a partir del análisis morfogeométrico del cráneo y de la mandíbula. Si bien no incluyó representantes de “Notohippidae”, constituye un antecedente particularmente importante puesto que incluyó representantes de Toxodontidae, taxones morfológicamente comparables y filogenéticamente afines.

### 7.1.2 –Tamaño corporal e implicancias paleobiológicas

El tamaño (medido en términos de masa corporal) representa un dato clave para la inferencia paleobiológica en los vertebrados en general (Andrews *et al.*, 1979; Peters, 1983; Damuth y MacFadden, 1990; Vizcaíno *et al.*, 2006). La tasa metabólica, las proporciones de los miembros, la biomecánica de la locomoción, aspectos poblacionales, comportamentales e incluso sociales, se relacionan de alguna manera con el tamaño corporal. Para evitar mencionar solo una pequeña parte de una amplia bibliografía al respecto, se citarán solo las publicaciones de Fariña *et al.* (1998), Mendoza *et al.* (2006) y Elissamburu (2012), en las que se hace referencia a gran parte de esa extensa bibliografía.

Tan amplia como la bibliografía acerca de las implicancias paleobiológicas del tamaño corporal, es aquella asociada a las diferentes maneras de estimarlo. Más allá

de la aplicabilidad de uno u otro estimador en función del grupo de estudio, aún en un mismo grupo taxonómico existen por lo general numerosas variables métricas potencialmente predictivas. Sea cual fuere la variable estimadora, en general las ecuaciones alométricas resultan sumamente precisas en grupos fósiles con representantes actuales. Sin embargo, en grupos que carecen de representantes actuales, las estimaciones basadas en el planteo de analogías funcionales suman un importante componente subjetivo propio del carácter análogo de la comparación. Tal es el caso de los Notoungulata, que además de carecer de representantes actuales, muestran una diversidad morfológica que ha motivado su comparación con una amplia variedad de grupos (Jerison, 1973; Fariña *et al.*, 1998, Kay *et al.*, 1997; Croft, 2000, 2001; Croft *et al.*, 2004, Elissamburu, 2004, 2012; Croft y Anderson, 2008; Vizcaino *et al.*, 2010; Scarano *et al.*, 2011).

Elissamburu (2012) realizó un valioso trabajo de síntesis de autores y métodos que se han empleado para estimaciones de masa en mamíferos en general (Anderson *et al.*, 1985; Janis, 1990; Roth, 1990; Scott, 1990; Anyonge, 1993; Biknevicius *et al.*, 1993, 1999) y evaluó, bajo determinados criterios, cuáles resultaban más precisos para su aplicación en los Notoungulata. En base a las ecuaciones seleccionadas, estimó la masa corporal de numerosos representantes de varias familias, siendo particularmente relevantes para esta tesis las estimaciones de masa de los “Notohippidae” *Eomorphippus*, *Rhynchippus*, *Morphippus*, *Argyrohippus* y *Perhippidion* (aquí considerado sinónimo de *Argyrohippus*). Por su parte, las estimaciones de representantes de familias estrechamente relacionadas como *Pleurostylodon*, *Thomashuxleya* y *Periphragis* (“Isotemnidae”), o los Toxodontidae nesodontinos *Adinotherium* y *Nesodon*, también constituyeron un antecedente de relevancia con fines comparativos. Los valores provistos por Elissamburu (2012) para estos géneros serán mencionados y comparados con los obtenidos en el presente capítulo en la sección de resultados y discusión.

Finalmente, merece ser destacado el trabajo realizado por Cassini *et al.* (2012), quienes estimaron la masa corporal de representantes de Notoungulata, Litopterna y Astrapotheria a partir de un análisis morfogeométrico del cráneo y la mandíbula, utilizando como estimador el tamaño del centroide (cs). Una vez más, si bien el análisis no incluyó representantes de “Notohippidae”, la inclusión de toxodontes estrechamente emparentados (Toxodontidae), representó una muy buena

oportunidad para comparar sus estimaciones con las aquí obtenidas, en un contexto metodológico similar.

## 7.2 - Materiales y métodos

### 7.2.1 – Categorías alimentarias (*feeding type*) y hábitat

La búsqueda de evidencia morfológica para inferir el tipo de alimentación se abordó de dos maneras muy diferentes en cuanto a fundamento, procedimiento y aplicabilidad. En primer lugar (y a modo de disparador) se realizó un análisis de mesodesgaste dental (ver a continuación) en base a una selección de especímenes asignados a *R. equinus*. En segundo lugar, se exploró la variabilidad morfológica del cráneo (para las estimaciones de masa corporal) y de la mandíbula (para la inferencia dietaria) a partir de una serie de análisis morfogeométricos que incluyeron una mayor cantidad de “Notohippidae”. Sin embargo, aún tratándose de procedimientos muy diferentes, ambas aproximaciones requirieron asignar a cada taxón una categoría de herbivoría o tipo de alimentación (pastador, ramoneador o alimentación mixta) (Fortelius y Solounias, 2000). Simple a primera vista, lo cierto es que encasillar un amplio espectro de posibilidades en un número limitado de categorías no es sencillo.

De acuerdo al criterio más utilizado, se considera pastador aquel taxón cuya dieta está compuesta por pasturas (gramíneas) en más de un 90%, mientras que un ramoneador es aquel que incluye en su dieta al menos un 90% de hojas, flores, frutos, corteza, etc, de especies dicotiledóneas. Por descarte, la categoría “alimentación mixta” contempla un amplio rango entre estos dos extremos, desde “casi” pastadores hasta “casi” ramoneadores (Fortelius y Solounias, 2000). Sin embargo, la subjetividad en torno a la proposición de subcategorías y a diferentes líneas de corte en relación a los porcentajes, hacen de la categorización una tarea compleja. Siendo una discusión que excede los objetivos del capítulo, se siguió el criterio propuesto por Mendoza y Palmqvist (2008), quienes siguieron la misma línea respecto de las categorías en sí, pero evitando la mención a porcentajes definidos en forma taxativa. Ellos consideraron pastadores a aquellos que se alimentan *predominantemente* a partir de pasturas (gramíneas), ramoneadores a quienes lo hacen *predominantemente* a partir de dicotiledóneas, y “de alimentación mixta” a quienes se alimentan de una u otra

manera, fuertemente influenciados por la disponibilidad. Los autores evaluaron la condición de cada taxón en base a una extensa revisión bibliográfica y definieron así su categoría (Mendoza y Palmqvist, 2008 [material suplementario]). En el caso de *Mazama americana*, los datos ecológicos fueron tomados de Stallings (1984). Para *Hemitragus hylocrius* fueron tomados de Rice (1990), mientras que para *Capra hircus* se tomaron de Aldezabal y Garin (2000).

Además de la categoría de alimentación, también se incluyó la variable categórica “hábitat” con tres estados; abierto, intermedio y cerrado. Por hábitat abierto se entiende a las sabanas escasamente arboladas, pastizales, estepas semiáridas y ambientes desérticos. Por hábitat intermedio se entiende a las sabanas arboladas, ambientes con predominancia de arbustos y bosques abiertos. Por su parte, se consideran hábitats cerrados a los ambientes boscosos caducifolios densos y húmedos, y a los bosques perennifolios (Mendoza *et al.*, 2005; Mendoza y Palmqvist, 2008). Aquellas especies que alternan diferentes ambientes (pasan parte del tiempo en hábitats cerrados y parte en hábitats o ambientes abiertos) son consideradas de ambientes intermedios. El listado de especies incluidas en el análisis, tipo de alimentación y hábitat se detallan en el apéndice 10.7.

### 7.2.2 – Análisis de mesodesgaste dental: consideraciones generales y aplicación en *Rhynchippus equinus*

Como se mencionó en la introducción, el método fue propuesto por Fortelius y Solounias (2000) y se basa en el relevamiento de determinados rasgos de la morfología oclusal modelados por la abrasión (desgaste diente-alimento que tiende a suavizar las cúspides y aplanar el relieve oclusal) y la atrición (desgaste diente-diente que tiende a generar facetas de desgaste que agudizan las cúspides y acentúan el relieve oclusal). Una alimentación abrasiva hará preponderar la abrasión por sobre la atrición (generando un relieve oclusal suave [o incluso plano] y cúspides redondeadas), mientras que un alimento poco abrasivo tendrá como consecuencia el predominio de la atrición por sobre la abrasión, generando cúspides altas y agudas (Fortelius y Solounias, 2000; Croft y Weinstein, 2008). En líneas generales, un patrón de desgaste dominado por la abrasión es característico de los pastadores, mientras que los ramoneadores muestran cúspides agudas y un relieve oclusal marcado

(predominio de la atrición). Por su parte, aquellos considerados como especies de alimentación mixta, muestran morfologías intermedias.

En cuanto al carácter abrasivo de los diferentes tipos de vegetación, existen agentes abrasivos intrínsecos y extrínsecos. Los primeros corresponden a características propias de las especies vegetales, siendo los fitolitos el principal factor abrasivo intrínseco. Su mayor abundancia en las pasturas explica su mayor poder abrasivo en comparación con otro tipo de vegetación. Los agentes abrasivos extrínsecos tienen una base ambiental, y se asocian con la presencia de particulado (arenilla o polvo) sobre la vegetación (Janis, 1988; Janis *et al.*, 2002; Janis, 2008). Los ambientes abiertos, semiáridos o áridos, propenden a la presencia de polvo en suspensión y a su depósito en la superficie de la vegetación, mientras que ambientes cerrados y húmedos atenúan este fenómeno.

La base de datos fue tomada del análisis de Croft y Weinstein (2008), quienes fueron los primeros en aplicar el método en notoungulados. En consecuencia, el análisis incluyó la muestra taxonómica original (27 especies de ungulados “típicos”<sup>1</sup> de dieta conocida y los notoungulados *Trachyterus* [Mesotheriidae], *Archaeohyrax* [“Archaeohyracidae”] y *Federicoanaya* [Interatheriidae]), a quienes se sumó el “Notohippidae” *Rhynchippus equinus*. Si bien el criterio para categorizar a cada especie como pastador, ramoneador o mixto no fue exactamente el mismo (en esta tesis se consideró el criterio propuesto por Mendoza y Palmqvist [2008]), solo hubo diferencia en la asignación de *Tragelaphus scriptus* (ramoneador de acuerdo a Mendoza y Palmqvist [2008] y de alimentación mixta de acuerdo a Croft y Weinstein [2008]).

Siguiendo la aplicación clásica del método (Fortelius y Solounias, 2000; Croft y Wienstein, 2008) se relevó el relieve oclusal en vista labial del M2. La observación se realizó de manera macroscópica, mediante uso de lupa y a través de contornos obtenidos a partir de fotografías tomadas en vista labial (Fig. 102). Para la determinación de la altura del relieve oclusal (alto o bajo), se calculó la relación entre el alto de la cúspide<sup>2</sup> más alta y la distancia intercuspidal y se lo clasificó como “alto”

---

<sup>1</sup> Fortelius y Solounias (2000) definieron un listado de ungulados cuyas categorías alimentarias eran confiables, sin que existiera controversia respecto de su interpretación. A este listado de 27 especies las denominaron ungulados “típicos”.

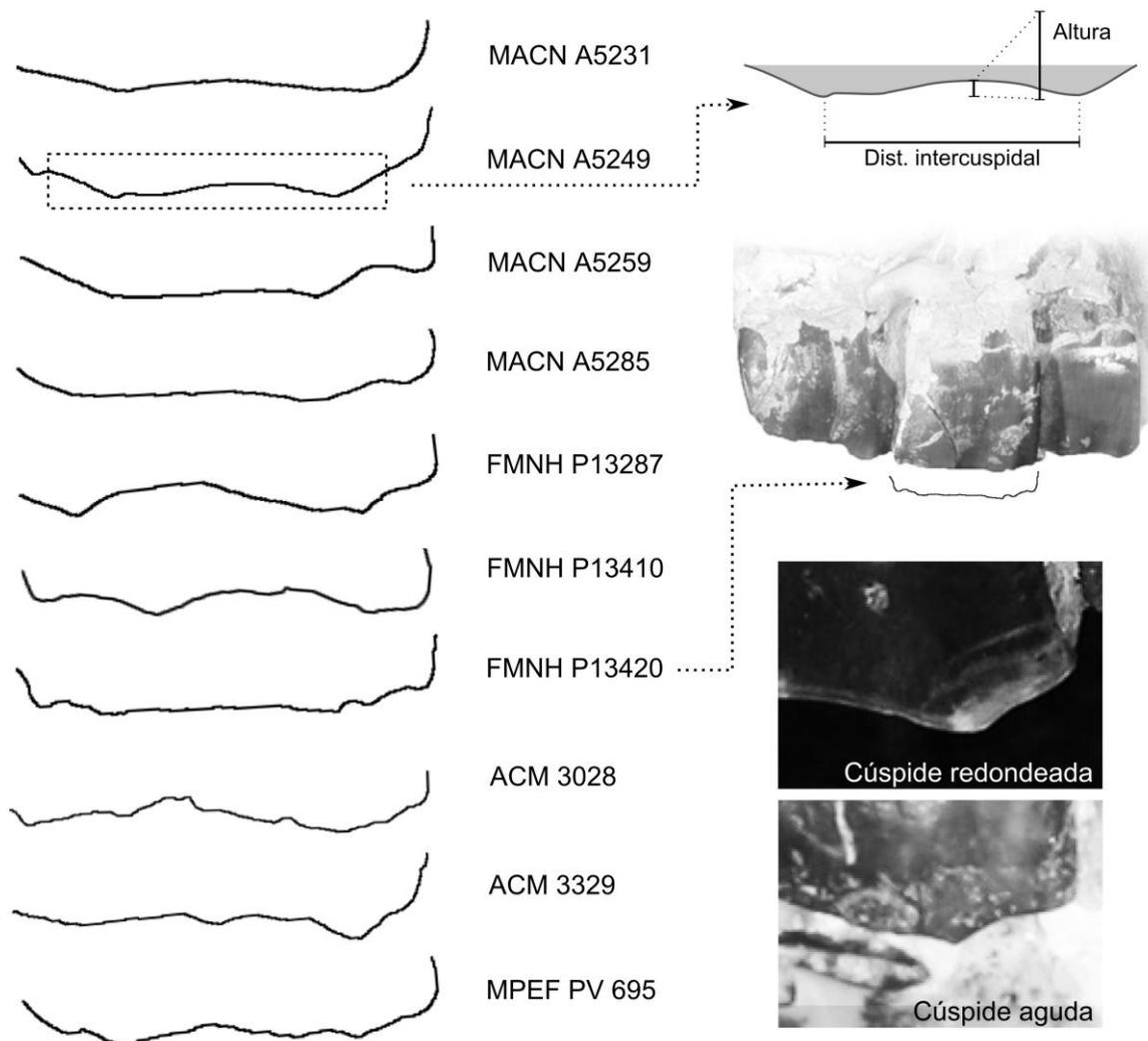
<sup>2</sup> El término cúspide se emplea para hacer referencia a elevaciones sobre el margen labial de la superficie oclusal en vista labial. Tanto en los selenodontes (a partir de los cuales fue desarrollado y propuesto el método) como en el patrón lofodonte típico de los “Notohippidae” y otros Toxodontia, la

o “bajo” según tres líneas de corte. Estas líneas de corte representan valores establecidos *ad hoc* con el fin de clasificar el relieve oclusal de cada especie en el contexto particular del grupo al que pertenece. Fortelius y Solounias (2000) establecieron el valor de corte de 0,1 para las formas selenodontes y équidos plagiolofodontes, 0,05 para los hiracoideos y 0,03 para rinoceróntidos. Por no pertenecer a ninguno de estos grupos, *R. equinus* fue evaluado según las tres líneas de corte, tal como lo hicieron Croft y Wienstein (2008) con *Trachyterus*, *Archaeohyrax* y *Federicoanaya*. Paralelamente, las cúspides fueron clasificadas como agudas (terminación en punta bien acentuada), redondeadas, o planas (Fig. 102). Este procedimiento se realizó para cada uno de los ejemplares de *R. equinus* para luego obtener las proporciones de individuos con cúspides altas, cúspides agudas, y cúspides planas (Tabla 3), siendo éstos los valores de las variables para la especie.

Nótese que la observación cualitativa del relieve oclusal se traduce en variables cuantitativas (proporciones) siempre que se cuente con un conjunto de individuos. Fortelius y Solounias (2000) recomendaron no menos de 10 individuos para poder incorporar un taxón al análisis. Esto representa un fuerte condicionante al momento de evaluar la inclusión de especies fósiles puesto que no siempre se cuenta con diez ejemplares que conserven el M2. En el contexto de los “Notohippidae”, solo *R. equinus* pudo ser incluido en el análisis (Fig. 102). La única especie (además de *R. equinus*) que podría alcanzar el *n* sugerido por los autores parece ser *Eurygenium pacegnum*, pero lamentablemente los especímenes (pertenecientes a las colecciones del Museo Nacional de Historia Natural de La Paz, Bolivia, y Museo Peabody de Historia Natural de la Universidad Yale, New Haven, USA) no pudieron ser examinados de primera mano. Sin embargo, es posible que esta especie pueda ser incluida en futuros análisis, previa confirmación de la asignación taxonómica y comprobación de su preservación.

---

cúspide anterior corresponde al relieve en vista labial del parafo (extremo oclusal de la columna del paracono), mientras que la cúspide posterior o distal corresponde al relieve en vista labial del metalofo (extremo oclusal de la columna del metacono).



**Fig. 102:** contornos, tipos de cúspides y determinación del relieve oclusal de los especímenes considerados.

**Tabla 3:** Relieve oclusal de los especímenes incluidos

Especímen	Pieza	Altura cusp/Dist intercusp	Forma de la cúspide	Relieve oclusal (0,03)	Relieve oclusal (0,05)	Relieve oclusal (0,1)
MPEF PV695	M2 derecho	0,08	Redondeada	Alta	Alta	Baja
FMNH P13287	M2 derecho	0,11	Aguda	Alta	Alta	Alta
FMNH P13410	M2 derecho	0,11	Redondeada	Alta	Alta	Alta
FMNH P13420	M2 derecho	0,07	Redondeada	Alta	Alta	Baja
MACN A5231	M2 izquierdo	0,05	Redondeada	Alta	Alta	Baja
MACN A5249	M2 izquierdo	0,06	Redondeada	Alta	Alta	Baja
MACN A5259	M2 izquierdo	0,04	Redondeada	Alta	Baja	Baja

MACN A5285	M2 izquierdo	0,02	Redondeada	Baja	Baja	Baja
ACM 3028	M2 izquierdo	0,11	Redondeada	Alta	Alta	Alta
ACM 3329	M2 derecho	0,09	Redondeada	Alta	Alta	Baja
<b>Proporciones</b> (valores de las variables para <i>R. equinus</i> )			0,100 aguda	0,900 alto	0,800 alto	0,300 alto
			0,900 redondeada			
			0,000 plana			

**Tabla 3:** altura de las cúspides, forma, y relieve oclusal en base a las cuatro líneas de corte propuestas. Los valores finales (proporciones) corresponden a los valores de las variables para la inclusión de *R. equinus* en el análisis.

Una vez obtenidos los valores de las variables para la especie, se procedió a la incorporación a la base datos de Croft y Weinstein (2008) (Apéndice 10.8). A partir de ella se realizaron dos análisis discriminantes (utilizando dieta y hábitat como variables de clasificación) con el fin de obtener la función discriminante que mejor clasifique los casos estudiados, y un análisis jerárquico de conglomerados con el fin de obtener agrupaciones emergentes de las variables analizadas. Tanto para el análisis discriminante como para el análisis jerárquico de conglomerados, las variables se normalizaron calculando el arcoseno del valor absoluto de la raíz cuadrada del valor original. Los análisis se realizaron mediante el software SPSS (v16.0 y 17.0) e InfoStat v2008 (Di Rienzo *et al.*, 2012).

### 7.2.3 – Análisis morfogeométrico del cráneo y de la mandíbula

#### 7.2.3.1 – Método y consideraciones generales

Los análisis morfogeométricos representan una aproximación multivariada muy potente para desglosar el cambio morfológico, identificar los procesos que los subyacen, y abordarlos en forma separada (Bookstein, 1991; Dryden y Mardia, 1998; Adams *et al.*, 2004; Zelditch *et al.*, 2004; Slice, 2007). En el contexto de esta tesis, constituyó la herramienta elegida para evaluar la forma del cráneo y de la mandíbula de los “Notohippidae” en la búsqueda de patrones que brinden información acerca de los dos aspectos paleobiológicos mencionados en el objetivo 4 (sección 3.3.1); estimación de masa corporal e inferencia dietaria.

A partir de los especímenes digitalizados (ver más adelante), se siguió el protocolo habitual de cualquier análisis morfogeométrico. En todos los casos, el paso inicial consistió en la superposición de las configuraciones originales (Análisis Generalizado de Procrustes) para eliminar la variación posicional de *landmarks* (lmks) homólogos asociada a la rotación, traslación y escala, preservando así solo aquella referida a la forma (*shape*) (Rohlf y Slice, 1990; Zelditch *et al.*, 2004). En segundo lugar, se evaluó la señal filogenética a partir de un test de permutación (Klingenberg y Gidaszewski, 2010) y se evaluó el efecto de la alometría evolutiva a través de un análisis de regresión de la forma sobre el tamaño del centroide (se volverá sobre esto al momento de la discusión de los resultados). Todos los análisis fueron realizados en MorphoJ v1.06d (Klingenberg, 2011). El árbol filogenético sobre el cual se mapearon las variables morfogeométricas (forma y cs) se tomó y editó a partir del utilizado por Cassini (2013) para adaptarlo al muestreo taxonómico del análisis (Apéndice 10.9). La incorporación de los Notoungulata y Litopterna se realizó en base a las recientes hipótesis filogenéticas de Beck y Lee (2014), Welker *et al.* (2015) y Westbury *et al.* (2017).

El tamaño del centroide (cs) fue también utilizado como estimador de la masa corporal. En el caso del cráneo, el cs se calculó a partir de cuatro configuraciones de lmks (3D) que dependieron del muestreo taxonómico (ver más adelante). La muestra incluyó una selección de especies de ungulados actuales de masa conocida (Apéndice 10.7) y a los “Notohippidae” cuyo registro permitió su incorporación al análisis (ver más adelante). Los valores de masa estimados para las especies fósiles se obtuvieron a partir de una regresión lineal simple del logaritmo decimal de la masa (conocida para los ungulados actuales) sobre el logaritmo decimal del cs. Las transformaciones obedecieron al cumplimiento del supuesto de distribución normal de las variables, corroborado mediante el test de Shapiro-Wilks utilizando InfoStat v2008 (Di Rienzo *et al.*, 2012). Los valores de masa de los ungulados actuales fueron tomados de Cassini *et al.* (2012 [material suplementario]). En aquellas especies para las cuales se contó con el dato de masa corporal por sexo, se calculó el promedio de ambos valores. En los análisis mandibulares, las especies *Bison bison*, *Ceratotherium simum*, *Syncerus caffer*, *Bos taurus* y *Lama guanicoe* no fueron tenidas en cuenta para el análisis de regresión por mostrar grandes diferencias de masa entre machos y hembras, haciendo del promedio un valor poco representativo.

En el caso de la mandíbula, además de proveer estimaciones de masa, fue la base del análisis para la inferencia dietaria. El ordenamiento en el morfoespacio se obtuvo a través de un análisis de componentes principales (ACP) sobre las coordenadas de Procrustes, habiendo corregido el efecto alométrico. Respecto de la señal filogenética, no solo se evaluó la presencia o ausencia, sino que también se estimó su influencia en el ordenamiento mediante un análisis de contrastes filogenéticamente independientes (Felsenstein, 1985; Rohlf, 2001) y comparación angular de los vectores de forma, siguiendo la propuesta metodológica de Klingenberg y Marugán-Lobón (2013). Finalmente, se realizó un análisis discriminante canónico (ADC) sobre las especies actuales de dieta conocida y se compararon los patrones principales de cambio morfológico con aquellos obtenidos del análisis de contrastes independientes y del ordenamiento original (ver más adelante).

#### 7.2.3.2 – Muestreo taxonómico y criterios para su selección

La selección de los taxones actuales que fueron incluidos en los análisis se dio a dos niveles. El primero de ellos (el inicial, fuertemente teórico) buscó generar el contexto comparativo más apropiado para establecer analogías con los “Notohippidae”, que al igual que el resto de los Notoungulata, carecen de representantes actuales. De hecho, las primeras evidencias acerca de la relación de estos grupos con los ungulados actuales fueron publicadas muy recientemente, incluso luego del comienzo de la toma de datos y puesta en marcha del protocolo (Beck y Lee, 2014; Werlker *et al.*, 2015; Westbury *et al.*, 2017).

El segundo nivel de selección respondió a aspectos prácticos de distinta índole, desde la posibilidad de acceder a las colecciones, hasta la aplicabilidad del protocolo sobre una muestra sumamente diversa. Si bien el diseño buscó ser lo suficientemente flexible como para poder extraer información comparable a partir de un amplio espectro morfológico, hubo numerosos casos con particularidades que impidieron su inclusión, desde enormes osamentas, hasta formas muy extremas como las del género *Tapirus*. El listado de taxones (actuales y fósiles) incluidos en los diferentes análisis (Apéndice 10.7) resultó entonces del cruce de los requerimientos teóricos ideales y de la disponibilidad concreta de los especímenes.

En cuanto al muestreo taxonómico de fósiles, además de los condicionantes ya mencionados, la preservación (en términos de calidad e integridad de los especímenes) resultó determinante al momento de su inclusión (ver más adelante). Los especímenes a partir de los cuales se obtuvieron los datos morfogeométricos se detallan en el apéndice 10.10. Dado que los análisis involucran diferentes configuraciones de *landmarks* (ver más adelante) los representantes fósiles varían de un análisis a otro en función de su preservación. En el caso de *Argyrohippus*, y siguiendo el mismo criterio que para el análisis filogenético, el espécimen FMNH P13587 se incluyó como una unidad taxonómica independiente, atendiendo a las diferencias mencionadas respecto de la forma de la mandíbula en comparación con especímenes fehacientemente asignados a *Argyrohippus boulei*. Además de los “Notohippidae”, se incluyeron otros Notoungulata (Toxodontidae e “Isotemnidae”) y representantes de Litopterna (Protheroteriidae y Macraucheniiidae), estos últimos a partir de especímenes publicados y con fines exclusivamente comparativos (Apéndice 10.10).

#### 7.2.3.3 – Listado de *landmarks*, criterios para su selección y digitalización

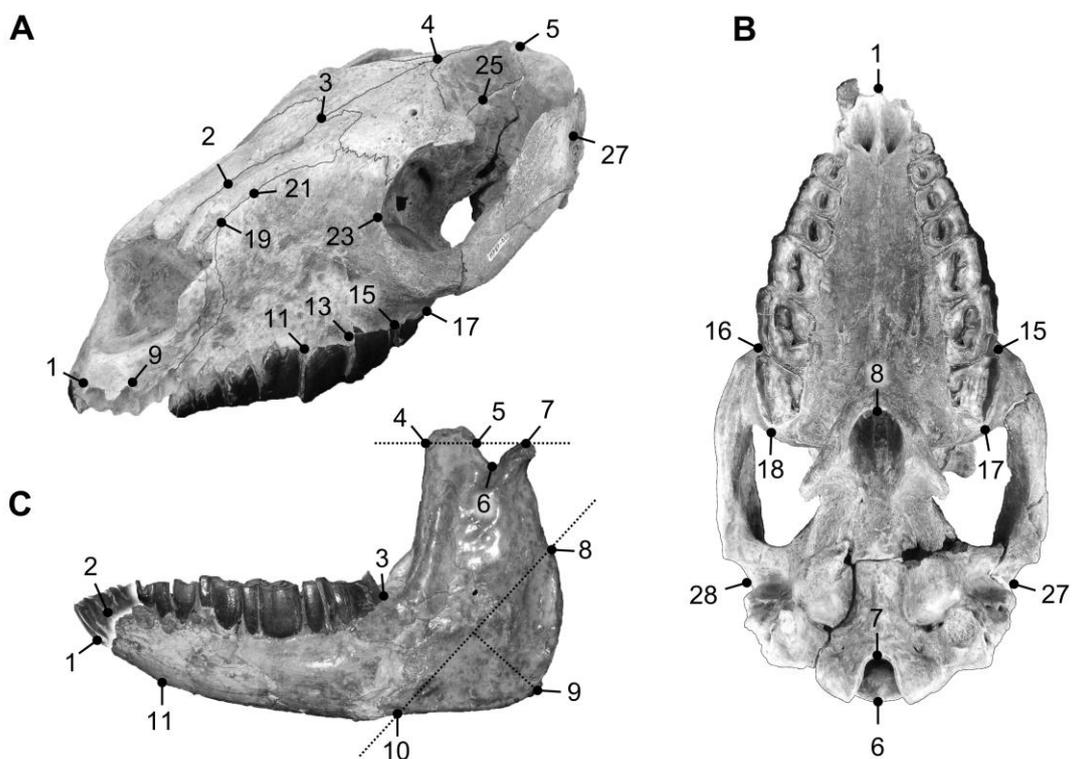
Las tablas 4 y 5 corresponden al listado de lmks craneanos y mandibulares definidos para los análisis, los cuales se muestran en la figura 103. En ambos casos (cráneo y mandíbula) la selección de lmks buscó representar, tan fielmente como el número de especímenes lo permitió (ver a continuación), la forma general de las estructuras. Todos los lmks considerados corresponden al tipo 1 y 2.

**Tabla 4:** Listado de *landmarks* craneanos

Landmark	Descripción	A 1	A 2	A 3	A 4
1	Prostion	1	1	1	1
2	Punto sobre la sutura internasal contenido por el plano $\beta$	-	-	2	2
3	Nasion	2	2	-	-
4	Bregma	3	3	3	3
5	Punto sobre la cresta lambdoidea contenido por el plano sagital	4	-	4	-
6	Punto a nivel del borde dorsal del foramen magnum contenido por el plano sagital	5	-	-	-
7	Punto a nivel del borde anteroventral del foramen magnum contenido por el plano sagital	-	-	5	-

8	Extremo posterior del paladar sobre la línea media	6	4	-	-
9 & 10	Extremo anterolateral del premaxilar sobre la línea alveolar	7	5	6&7	4&5
11 & 12	Punto sobre el borde del maxilar a la altura del contacto entre los alveolos del P4 y M1	8	6	8&9	6&7
13 & 14	Punto sobre el borde del maxilar a la altura del contacto entre los alveolos del M1 y M2	-	7	-	-
15 & 16	Punto sobre el borde del maxilar a la altura del contacto entre los alveolos del M2 y M3	-	8	-	-
17 & 18	Extremo distal del alveolo del M3	9	9	10&11	8&9
19 & 20	Encuentro de la suturo premaxilo-maxilar con la sutura maxilo-nasal	10	10	-	-
21 & 22	Punto sobre el borde externo del nasal contenido por el plano $\beta$	-	11	-	10&11
23 & 24	Extremo anterior de la circunferencia orbitaria	11	12	12&13	12&13
25 & 26	Punto sobre la sutura escamoso-parietal derecha contenido por el plano $\gamma$	12	13	-	14&15
27 & 28	Extremo lateral de la fosa glenoidea	13	14	14&15	-

**Tabla 4:** Listado de *landmarks* craneanos y numeración específica en cada uno de los análisis (A1-A4). El signo (-) indica la exclusión de dicho lmk en el análisis.



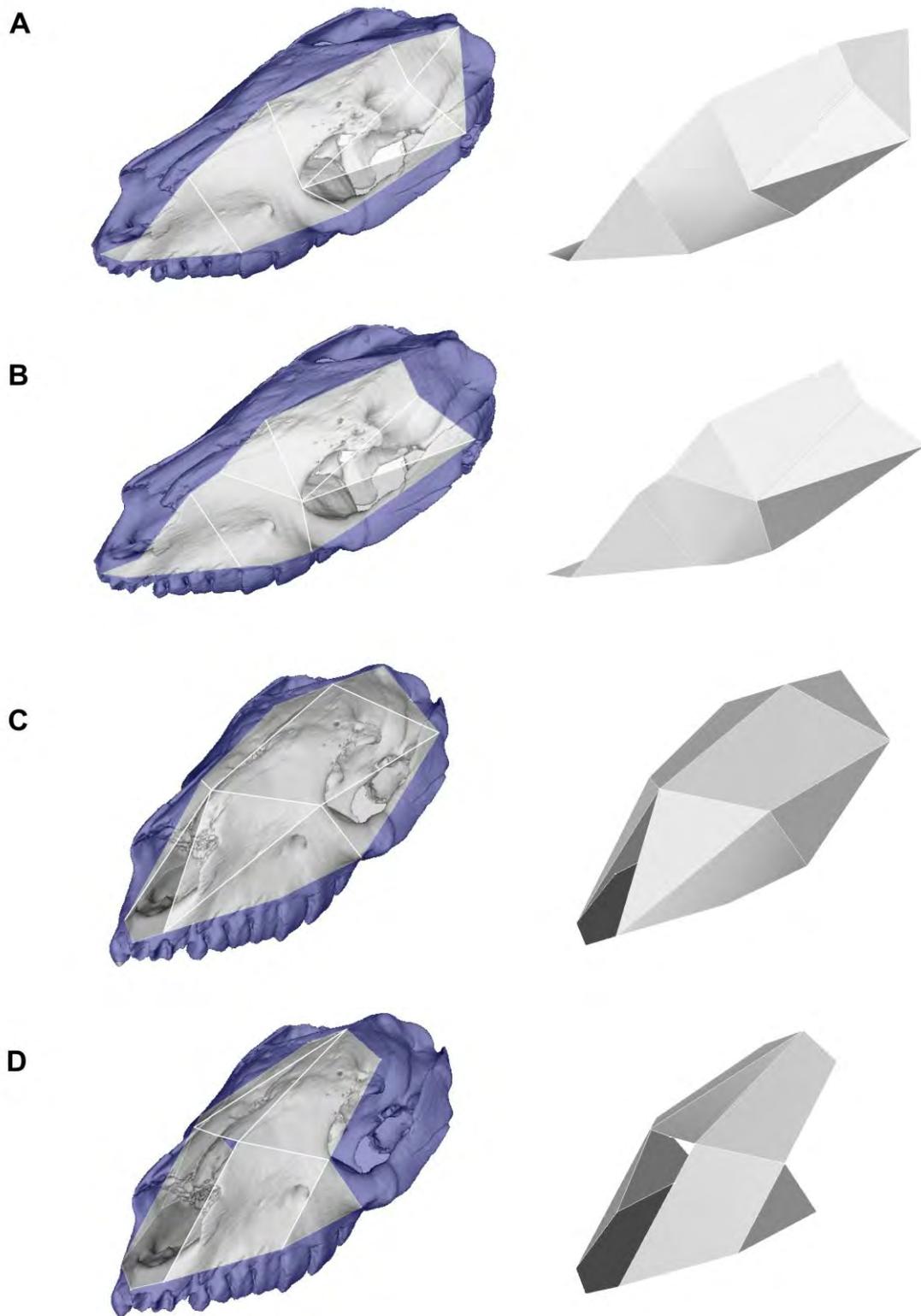
**Fig. 103:** *landmarks* craneanos y mandibulares.

Si bien el planteo original incluía los 28 lmks craneanos en un mismo análisis, la cantidad de cráneos digitalizados (34 a 36 dependiendo del análisis) requirió una reducción del número de lmks para no sobrepasar (al menos en forma excesiva) el máximo recomendado en función de la muestra ( $3K-7 < N$ , siendo  $K=n^{\circ}$  de lmks y  $N=n^{\circ}$  de cráneos digitalizados). La selección de los *subsets* de lmks se realizó mediante dos estrategias en paralelo. Una de ellas implicó una selección no tan restrictiva pero restringida a una mitad del cráneo (lmks sagitales y laterales izquierdos). La otra, implicó una selección más severa pero manteniendo la bilateralidad.

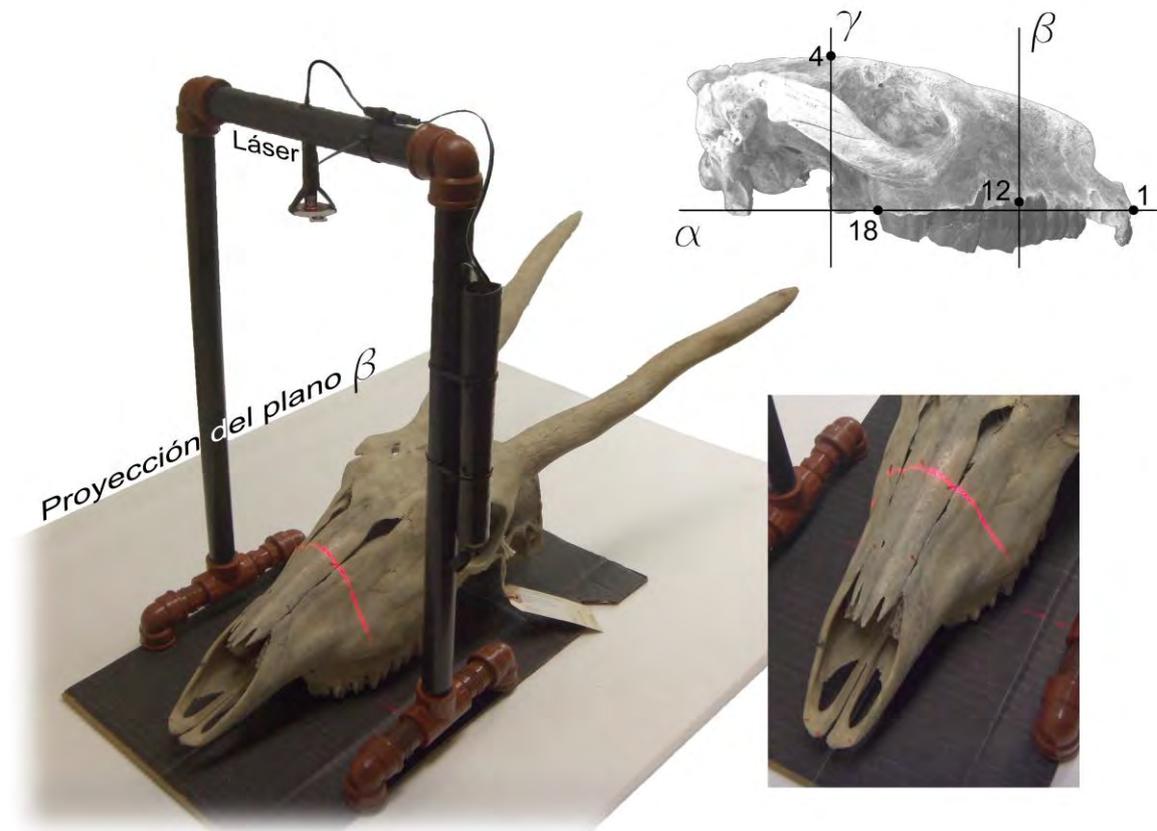
El otro condicionante para la selección fue el espécimen UNPSJB PV60 (*Eurygenium latirostris*), un material excepcional al cual lamentablemente le falta parte del basicráneo y toda la región occipital. Dado que todos los lmks incluidos en un análisis deben poder ser ubicados en todos los individuos, la única manera de incluir a *E. latirostris* fue la de eliminar sus lmks faltantes en el resto de la muestra. De estas dos circunstancias (selección para no exceder el número máximo recomendado de lmks y selección para poder incluir a *E. latirostris*) surgieron los 4 análisis craneanos que se muestran en la tabla 4. Dos de ellos (A1 y A2) corresponden a análisis unilaterales (excluyendo e incluyendo respectivamente a *E. latirostris*), mientras que los análisis A3 y A4 corresponden a análisis que mantienen la bilateralidad (nuevamente, excluyendo e incluyendo respectivamente a *E. latirostris*). En el caso del espécimen MNHN SCZ 36 (*Nesodon imbricatus*), la deformación y el deterioro lateral derecho promovió su inclusión solo en los análisis unilaterales. Las 4 configuraciones 3D de lmks craneanos se muestran en la figura 104.

En el caso del cráneo, la digitalización (*landmarking*) se realizó de tres maneras diferentes. En las especies actuales y en los fósiles *Rhynchippus equinus* y *Eurygenium latirostris*, se realizó por fotogrametría (PhotoModeler v6) a partir de un protocolo de 18 fotografías estandarizadas. Previamente, los lmks fueron señalados mediante pequeñas etiquetas para facilitar luego su identificación en las fotografías. Los lmks asociados a los planos  $\beta$  y  $\gamma$  fueron ubicados a partir de la proyección de los planos sobre el espécimen (orientado de acuerdo al plano de referencia  $\alpha$ ) como se muestra en la figura 105. En el caso de MCNAM PV4004 (*Mendozahippus fierensis*) y MPEF PV1026 (*Periphragnis* sp.), la digitalización se realizó sobre el modelo 3D obtenido por tomografía (3DSlicer v3.6, módulo fiduciales). Finalmente, los especímenes MLP 67II2727 (*Puelia coarctatus*) y MNHN SCZ 36 (*Nesodon imbricatus*)

fueron digitalizados sobre el modelo de superficie de los especímenes utilizando MeshLab v1.3.2.



**Fig. 104:** configuraciones 3D de los cuatro análisis craneanos (A1, A2, A3 y A4) descritos en el texto.

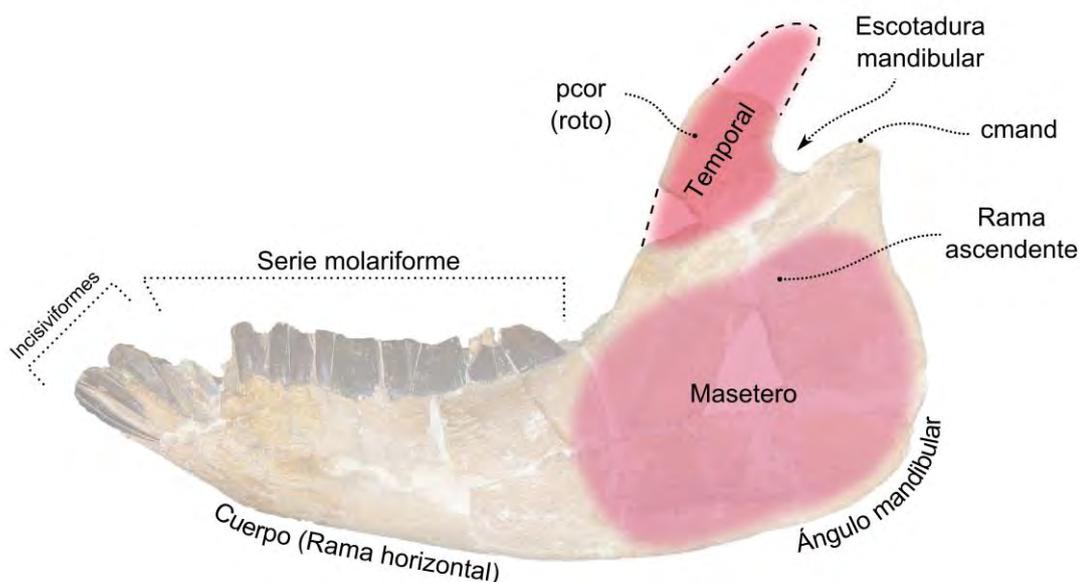


**Fig. 105:** instrumento empleado y ejemplo de proyección del plano  $\beta$  sobre uno de los cráneos. El mismo procedimiento se utilizó para la proyección del plano  $\gamma$ . En el extremo superior derecho se señalan los planos ( $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$ ) y los *landmarks* a partir de los cuales se definieron.

A diferencia de los análisis craneanos, el análisis mandibular se realizó a partir de una configuración en 2D. Si bien se incluyeron lms en la región anterior de la rama horizontal, la selección se focalizó en la región angular y en la rama ascendente (siempre en vista lateral), puesto que son las regiones que concentran más información respecto de la musculatura asociada a la masticación (Fig. 106), y por ende, a la forma de alimentación (Cassini, 2013).

Debido a la forma de la mandíbula (en general curvas “limpias”, sin suturas y con escasos accidentes que puedan identificarse como puntos anatómicos de referencia) y a que se evitó el empleo de *semilandmarks*, el número de lms se vio acotado a 11 para el análisis de la mandíbula completa (A5) y 8 para el análisis de la región angular y rama ascendente (A6) (Tabla 5 y Fig. 103). La inferencia dietaria se realizó a partir del análisis 6, puesto que la inclusión de los lms 1, 2 y 11 (región anterior de la rama horizontal) acentuó el efecto filogenético (ver más adelante). En

cuanto al proceso coronoides (también relacionado a la musculatura masticatoria), estaba deteriorado (o faltaba por completo) en todos los especímenes fósiles, por lo cual no pudo ser considerado. La digitalización se llevó a cabo a partir de fotografías (en vista lateral, escaladas y adecuadamente orientadas) mediante tpsUtil v1.46 (compilación) y tpsDig v2.16 (digitalización). Los datos fueron exportados y analizados en MorphoJ v1.06d.



**Fig. 106:** regiones mandibulares y señalización esquemática de las principales zonas de inserción muscular (*Morhippus imbricatus*, espécimen FMNH P13411).

**Tabla 5:** Listado de *landmarks* mandibulares

<i>Landmark</i>	Descripción
1	Infradental (contacto a nivel de la línea media de los alveolos de los i1) (excluido en A6)
2	Extremo mesial del alveolo del primer premolar funcional (Excluido en A6)
3	Extremo distal del alveolo del último molar
4	Punto sobre el borde <i>anterior</i> de la base del proceso coronoides a la altura del extremo superior del cóndilo mandibular
5	Punto sobre el borde <i>posterior</i> de la base del proceso coronoides a la altura del extremo superior del cóndilo mandibular
6	Punto más inferior de la escotadura o incisura mandibular entre el proceso coronoides y el cóndilo occipital
7	Extremo superior del cóndilo mandibular
8	Extremo dorsocaudal de la rugosidad para la inserción del músculo masetero
9	Extremo posteroventral del ángulo mandibular dado por la máxima distancia medida perpendicularmente a la línea imaginaria que conecta los <i>landmarks</i> 8 y 10

10	Extremo anterior de la rugosidad asociada a la inserción del músculo masetero
11	Extremo distocaudal de la sínfisis mandibular (Excluido en A6)

**Tabla 5:** Listado de *landmarks* considerados para los análisis mandibulares.

### 7.3 – Resultados y discusión

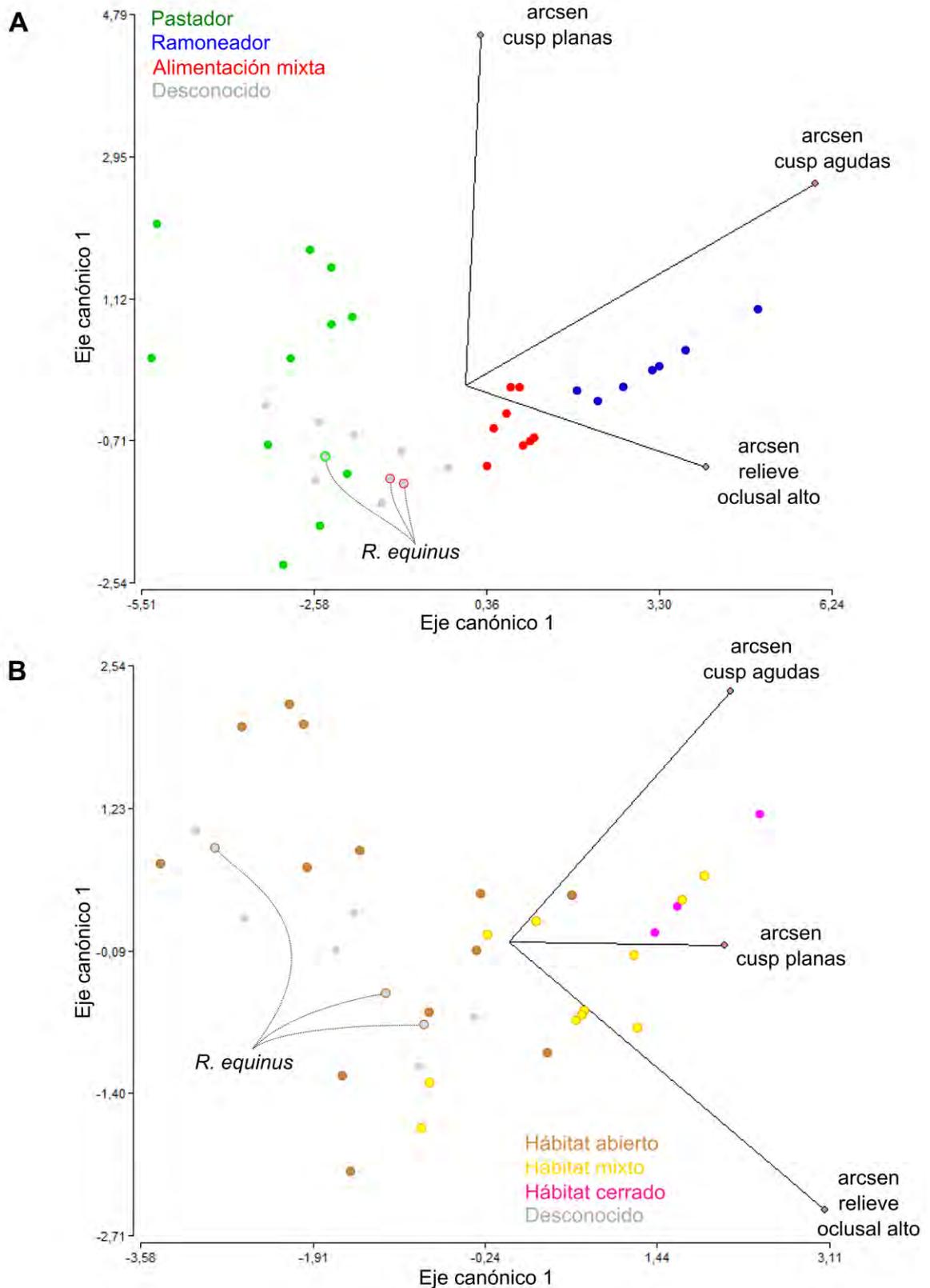
#### 7.3.1 – Análisis de mesodesgaste dental

A partir del primero de los análisis discriminantes (utilizando “dieta” como variable de clasificación) se obtuvieron las dos funciones que mejor explican la variabilidad de los datos, de las cuales la primera lo hizo en un 98,4 % (lambda de Wilks de 0,094 [ $p < 0,001$ ]). Por su parte, la correlación canónica de 0,945 indicó que las variables discriminantes fueron efectivas en la separación de los grupos y que el solapamiento es bajo. El análisis indicó también que la variable discriminante con mayor peso en la función 1 fue la obtenida a partir de la transformación de la proporción de individuos con cúspides agudas (0,791). El 96,3% de los individuos fueron reclasificados correctamente por la función (*Giraffa camelopardalis* fue reclasificada como de alimentación mixta siendo un ramoneador). *R. equinus* fue clasificado como pastador de acuerdo a uno de los escenarios (línea de corte 0,1) con una probabilidad posterior de 0,988. En el caso de los otros dos escenarios (líneas de corte de 0,03 y 0,05), fue clasificado como de “alimentación mixta” con una probabilidad posterior de 0,747 y 0,523 respectivamente (Fig.107 A).

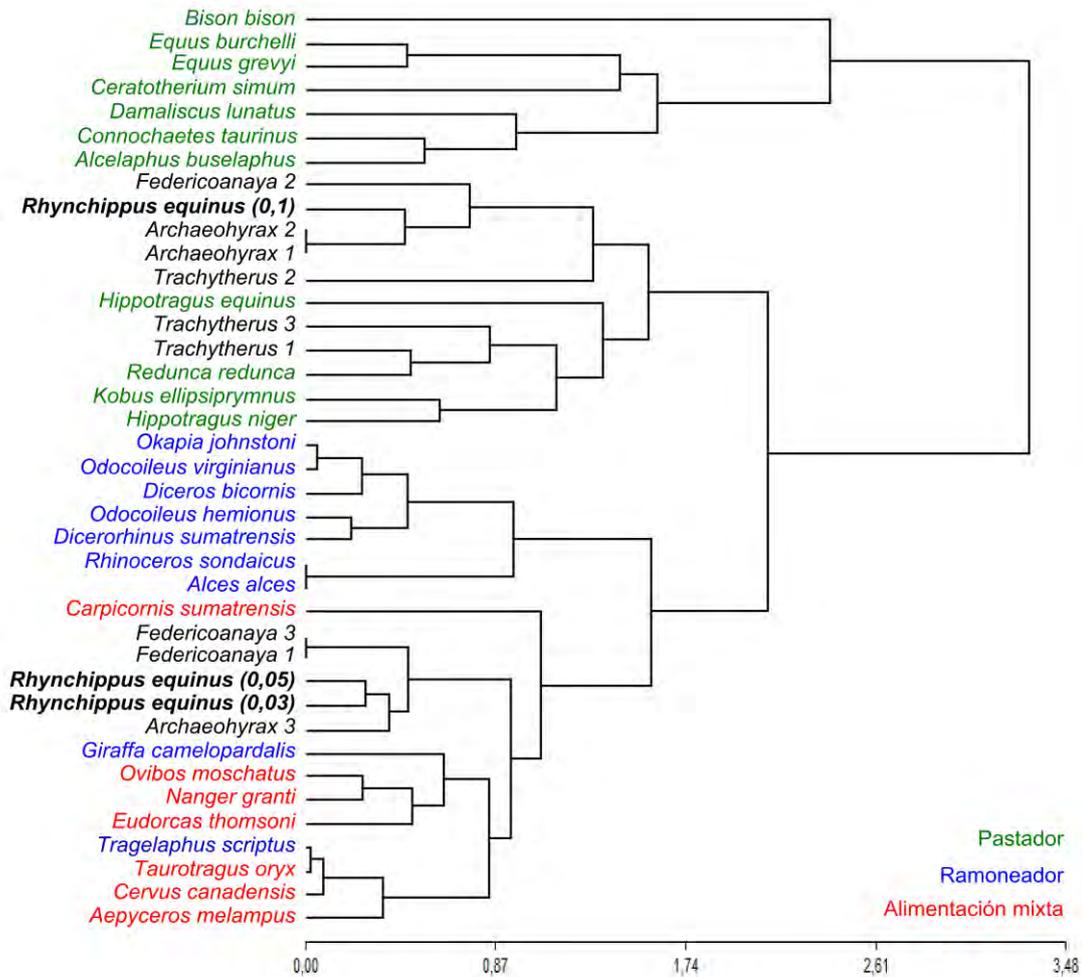
Por su parte, utilizando “hábitat” como variable de clasificación (Fig.107 B), la primera de las funciones discriminantes explicó la variabilidad en un 89,4% (lambda de Wilks de 0,332 [ $p < 0,001$ ]). Por su parte, la correlación canónica de 0,779 indicó que las variables discriminantes fueron menos efectivas en la separación de los grupos y que el solapamiento fue mayor que el caso anterior. En este caso, la variable discriminante con mayor peso en la función 1 fue la obtenida a partir de la transformación de la proporción de individuos con relieve oclusal alto (1.097). El 81,5% de los individuos fueron reclasificados correctamente por la función, aunque solo 55,6% de los casos fueron clasificados correctamente por el procedimiento de validación cruzada. *R. equinus* fue clasificado como de hábitat o ambientes abiertos, con una mayor probabilidad posterior (0,810) bajo la línea de corte de 0,05.

Por su parte, el análisis jerárquico de conglomerados (Fig. 108) arrojó cuatro grupos principales, dos grandes grupos de pastadores, un grupo de ramoneadores y un grupo de alimentación mixta. *R. equinus* (evaluado bajo la línea de corte 0,1) se ubicó dentro del segundo grupo de pastadores junto a los representantes de los géneros actuales *Hippotragus*, *Redunca* y *Kobus* (Bovidae, Artiodactyla) y a los fósiles *Archaeohyrax* (0,1), *Federicoanaya* (0,1) y *Trachytherus*. Evaluado bajo las líneas de corte 0,03 y 0,05, *R. equinus* se agrupó junto las especies de alimentación mixta (*Capricornis sumatrensis*, *Ovibos moschatus*, *Nanger granti*, *Eudorcas thomsoni*, *Taurotragus oryx*, *Cervus canadiensis* y *Aepyceros melampus*), y a los fósiles *Federicoanaya* (0,05) y *Archaeohyrax* (0,05). El clado también incluyó a los ramoneadores *Giraffa camelopardalis* y *Tragelaphus scriptus*.

Si bien el análisis de mesodesgaste ubicó a *R. equinus* dentro del grupo de los pastadores con una mayor probabilidad posterior, es importante mencionar que más allá de que indefectiblemente cada especie se ubique más cerca de un centroide que del resto (por lo cual es clasificada por la función en ese grupo), su valor discriminante puede estar lejos de los valores discriminantes del resto de los representantes del grupo, producto de una combinación “poco común” de los valores de las variables. En términos biológicos, esto puede interpretarse como una escasa semejanza entre la especie y sus compañeros de grupo (a pesar de ser más similar a éstos que a los representantes de otros grupos). Esta información es muy relevante ya que, a la hora de evaluar grupos fósiles que carecen de representantes actuales, conocer el grado de similitud (en términos de comportamiento de sus variables) respecto del grupo análogo con el cual se lo compara, es muy valioso. En cuanto al “hábitat”, las variables de mesodesgaste resultaron menos efectivas al momento maximizar la separación entre grupos de especies de ambientes abiertos, cerrados o mixtos.



**Fig. 107:** gráfico de dispersión en función de los dos principales ejes discriminantes obtenidos a partir de los análisis utilizando las variables de clasificación “dieta” (A) y “hábitat” (B).



**Fig. 108:** dendrograma obtenido a partir del análisis de conglomerados jerárquicos.

Otro aspecto fundamental a tener en cuenta al momento de interpretar los resultados aquí obtenidos, se refiere al hecho de que el número de especímenes de *R. equinus* incluidos ( $n=10$ ), corresponde al mínimo recomendado por Fortelius y Solounias (2000). Considerando que las variables son proporciones de individuos con determinada característica asociada al relieve oclusal del M2, la incidencia de un individuo en el valor de la variable será mucho mayor en una muestra de 10 individuos que en una hipotética muestra de 30. En este contexto, cobra mayor relevancia conocer qué otras evidencias (además del mesodesgaste dental) sustentan inferencias forma-función en relación al tipo de alimentación o al tipo de ambiente. ¿Son consistentes estos resultados con una morfología mandibular que sugiere un importante desarrollo del músculo masetero? ¿Surgen ordenamientos que pongan en evidencia el valor adaptativo del tipo de alimentación (o del ambiente) a partir del análisis de otras estructuras? Estas preguntas implican complementar la inferencia en

base a la morfología dentaria y patrones de desgaste (que desde luego son sumamente potentes) con otros enfoques complementarios. Como se planteó en el objetivo y se describió en la sección de materiales y métodos, los análisis morfogeométricos realizados buscan ser ese complemento.

### 7.3.2 – Análisis morfogeométrico

#### 7.3.2.1 – Alometría y señal filogenética

Cuando se exploran patrones de cambio morfológico en la búsqueda de una asociación con un factor en particular, resulta necesario identificar qué otros factores (y en qué medida) pueden estar influyendo en la variabilidad observada. De ellos, el más común es la alometría, la cual podría definirse como la tendencia al cambio morfológico en determinada dirección explicada por el tamaño (Gould, 1966; Mosimann, 1970). Como se mencionó previamente, en el ámbito de los análisis morfogeométricos se evalúa a través de una regresión multivariada de la forma sobre el tamaño ( $cs$  o  $\log cs$ ). Cuando el análisis implica una muestra con una estructura filogenética detrás (como en este caso), lo correcto es hablar de alometría evolutiva (Cock, 1966; Klingenberg, 1996; Klingenberg y Marugán-Lobón, 2013), y una de las formas de evaluarla es a través de una regresión de los contrastes filogenéticamente independientes (Felsenstein, 1985; Rohlf, 2001) sobre el tamaño ( $\log cs$ ) (Figueirido *et al.*, 2010; Perez *et al.*, 2011; Klingenberg *et al.*, 2012) (Tabla 6 y apéndice 10.11).

Dependiendo del análisis, el efecto de la alometría (en términos de proporción de la variabilidad explicada) arrojó valores de entre 7 y 20%, siendo los análisis 1 y 3 los que mostraron un mayor efecto. Justamente estos fueron los que incluyeron lms de la región occipital, de manera tal que involucraron el neurocráneo. Por su parte, los análisis craneanos 2 y 4 (y obviamente los mandibulares) no incluyeron lms occipitales (ya que debieron excluirse para la incorporación de *Eurygenium latirostris*) y por ende, no “capturaron” la variabilidad morfológica de esta región. Si bien no fue el objetivo del análisis, estos resultados sugieren un comportamiento modular de la alometría, motivo por el cual su efecto se ve atenuado si se excluye al neurocráneo en el análisis.

**Tabla 6:** Alometría y señal filogenética

Análisis	Data points (especies)	Cantidad de lmks	Dim.	Simetría	Señal filo. (forma)	Señal filo. (cs)	Señal filo. (log cs)	Efecto alom.evol. (%)
1	35	13	3D	no	Si P<0,0001	No P=0,0992	No P=0,1116	19,5419
2	36	14	3D	no	Si P<0,0001	No P=0,0895	No P=0,1003	12,4167
3	34	15	3D	si	Si P<0,0001	No P=0,0435	No P=0,0383	20,6656
4	35	15	3D	si	Si P<0,0001	No P=0,0339	No P=0,0270	12,7717
5	45	11	2D	no	Si P<0,0001	Si P=0,0030	Si P=0,0020	7,6688
6	45	8	2D	no	Si P<0,0001	Si P<0,0001	Si P=0,0001	12,8184

**Tabla 6:** resumen de resultados del test de permutación para evaluar la existencia de señal filogenética y efecto de la alometría en cada uno de los análisis.

En cuanto al “efecto de la filogenia”, todo análisis a nivel interespecífico debe considerar la estructura filogenética subyacente, no solo al momento de evaluar la alometría, sino cualquier patrón emergente del ordenamiento en el morfoespacio. La evaluación del efecto filogenético implicó dos pasos: (1) evaluar la existencia de señal filogenética (test de permutación), tanto en el tamaño del centroide como en la forma, y (2) cuantificar de algún modo su influencia. Como se mencionó previamente, este último punto fue abordado siguiendo la propuesta metodológica de Klingenberg y Marugán-Lobón (2013). El enfoque se basa en la comparación de los patrones de cambio morfológico generales (observados a nivel de toda la muestra) con aquellos observados en el seno de un grupo cuyo ancestro es común, y por lo tanto, se asume una misma “carga” filogenética. Siguiendo este razonamiento, vectores de cambio similares entre ambos análisis indicarían un efecto filogenético discreto, mientras que vectores de cambio muy diferentes indicarían un mayor protagonismo de la filogenia. Como se observa en la tabla 6, el test de permutación reveló la presencia de señal filogenética en la forma en todos los análisis, mientras que solo se observó señal filogenética en el tamaño (cs y log cs) en el caso de los análisis mandibulares.

### 7.3.2.2 – Estimación de masa corporal

De acuerdo a lo esperado en base a los antecedentes (Cassini, 2013), no surgió del los análisis craneanos una relación evidente entre las variables de forma y las

variables categóricas alimentación o hábitat. Por otra parte, no solo se detectó señal filogenética en los análisis sino que el mapeo de la forma sobre el árbol evidenció un muy fuerte estructuramiento de los datos en función de la filogenia. De cualquier manera, el objetivo primario del análisis fue el de estimar la masa corporal de los “Notohippidae” en base al tamaño del centroide, considerado un buen estimador para tal fin (Cassini *et al.*, 2012 [y bibliografía allí citada]). Las estimaciones obtenidas se muestran, junto a estimaciones previas, en la tabla 7.

**Tabla 7:** Estimaciones de masa en fósiles a partir del tamaño del centroide.

Taxon	A1	A2	A3	A4	A5
<i>Rhynchippus equinus</i>	46,77	45,85	47,86	43,87	70,52
<i>Mendozahippus fierensis</i>	39,81	36,66	41,69	33,02	-
<i>Eurygenium latirostris</i>	-	55,94	-	43,42	-
<i>Morphippus imbricatus</i>	-	-	-	-	80,92
<i>Argyrohippus boulei</i>	-	-	-	-	81,28
<i>Argyrohippus</i> sp.(FMNH P13587)	-	-	-	-	87,94
<i>Puelia coarctatus</i>	15,85	14,28	15,85	11,64	-
<i>Periphragmis</i> sp. (MPEFPV1026)	102,33	94,38	112,2	70,82	-
<i>Tomashuxleya externa</i>	-	-	-	-	139,13
<i>Adinotherium ovinum</i>	-	-	-	-	71,82
<i>Nesodon imbricatus</i>	371,54	361,1	-	-	324,65
<i>Nesodon tawaretus</i>	-	-	-	-	300,8
<i>Theosodon lydekkeri</i>	-	-	-	-	104,75
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	-	-	-	-	71,31

**Tabla 7:** leyenda en tabla 7 (continuación).

**Tabla 7 (continuación)**

Taxon	Cassini <i>et al.</i> , 2012	Elissamburu (2012)	Dozo y Martínez (2015)
<i>Rhynchippus equinus</i>	-	99,67	85
<i>Mendozahippus fierensis</i>	-	-	-

<i>Eurygenium latirostris</i>	-	-	119
<i>Morphippus imbricatus</i>	-	97,8*	-
<i>Argyrohippus boulei</i>	-	90,14*	-
<i>Argyrohippus</i> sp.(FMNH P13587)	-	90,14*	-
<i>Puelia coarctatus</i>	-	-	-
<i>Periphragnis</i> sp. (MPEFPV1026)	-	351,96*	-
<i>Tomashuxleya externa</i>	-	337,84*	-
<i>Adinotherium ovinum</i>	58,4/ -	119,45*	-
<i>Nesodon imbricatus</i>	320,25 / 429,67	587,9*	-
<i>Nesodon tawaretus</i>	-	-	-
<i>Theosodon lydekkeri</i>	- / 113,09 <sup>a</sup>	-	-
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	47,49/56,08	-	-

**Tabla 7:** masas estimadas (en Kg) a partir de los cuatro análisis craneanos y el análisis de la mandíbula (incluyendo los lms anteriores) (A1-A5) y estimaciones previas tomadas de la bibliografía. En el caso de Cassini *et al.*, (2012), se muestran sus estimaciones a partir del cráneo y de la mandíbula, a la izquierda y derecha de la barra (/) respectivamente.

\* Estimación brindada para el género.

<sup>a</sup> Estimación brindada para *Theosodon garrettorum*.

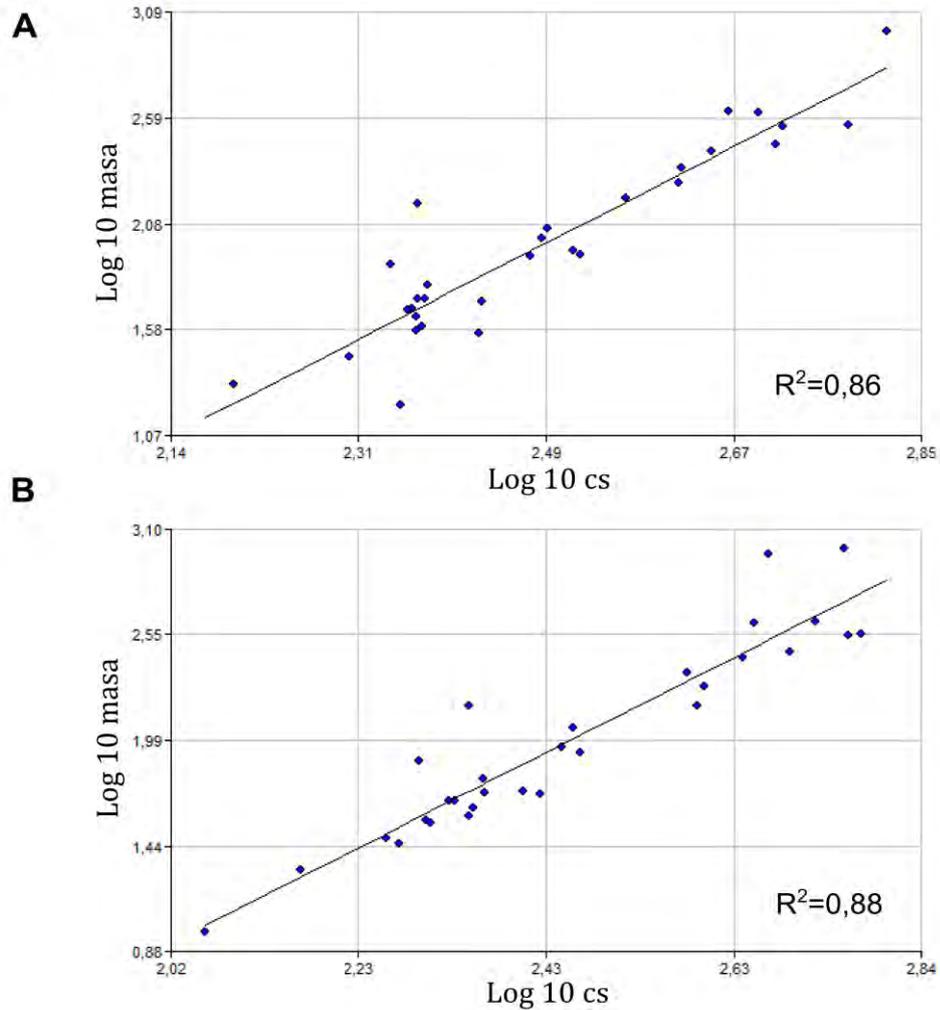
Las estimaciones a partir de los análisis craneanos dieron valores muy constantes a pesar de haber sido obtenidos a partir de configuraciones similares pero no iguales, incluso comparando el análisis 3 (bilateral) con el 1 o el 2 (unilaterales). Solo en el caso del análisis 4 se observa una tendencia (leve) a la subestimación. Este análisis es el que excluyó la región neurocraneana, pero además también excluyó los lms 27 y 28 (fosa glenoidea). Así, además de la región neurocraneana, se perdió información asociada al ancho bicigomático, que parece tener peso en la predicción. Si la subestimación se debiera mayormente a la exclusión de la región occipital, las estimaciones obtenidas a partir del análisis 2 (unilateral, sin lms en la región occipital pero incluyendo el lmk 27) deberían acercarse más a las estimaciones del análisis 4, algo que no ocurre. De cualquier manera, aun considerando este tipo de apreciaciones, la estimación a partir del tamaño del centroide se muestra robusta.

La comparación con las estimaciones a partir de la mandíbula solo es posible en el caso de *R. equinus* y *N. imbricatus*, ya que fueron los únicos dos Notoungulata

que fueron incluidos en ambos análisis. En el caso *R. equinus*, se obtuvo un valor (70,52 kg) sensiblemente superior a las estimaciones obtenidas a partir de los análisis craneanos (alrededor de 45 kg). Para *N. imbricatus*, la estimación a partir de la mandíbula fue algo menor (324 contra 371 y 361 obtenidos a partir del cráneo). En cuanto a las regresiones en sí, tanto en los análisis craneanos como en los mandibulares se obtuvieron buenos ajustes (Fig. 109).

En cuanto a estimaciones previas, no hay antecedentes en los “Notohippidae” obtenidas a partir del tamaño del centroide. Sí en cambio se han brindado estimaciones a partir de numerosas ecuaciones que consideran diferentes medidas craneanas, dentales y postcraneanas. Como se mencionó en la introducción, Elissamburu (2012) aplicó en los Notoungulata una serie de ecuaciones alométricas empleadas para estimar la masa corporal en diferentes grupos de mamíferos, y propuso un método para promediarlas detectando (y excluyendo del cálculo) aquellas que probablemente fueran sobre o subestimaciones. En el caso particular de los “Notohippidae” *R. equinus*, *Morphippus* y *Argyrohippus*, sus estimaciones coinciden ampliamente con las obtenidas a partir del tamaño del centroide de la mandíbula, mostrando valores apenas por encima. Por el contrario, los valores promedio de *Thomashuxleya externa* (337,84 kg) y *Periphragnis* (351,96 kg) son muy superiores que los obtenidos aquí (alrededor de 100 y 140 respectivamente para representantes de estos géneros). Sin embargo, si se observan los desvíos estándar asociados a cada estimación provistos por Elissamburu (2012), se puede apreciar que resultan muy grandes en el caso estos dos géneros, especialmente en *Thomashuxleya* (337,84±111,96).

En el caso de *Nesodon* y *Adinotherium*, también resultan mayores las estimaciones de Elissamburu (2012). Sin embargo, las estimaciones de Cassini *et al.* (2012) (en base al tamaño del centroide) de *Nesodon imbricatus* y *Adinotherium ovinum* se muestran más próximas a las obtenidas aquí que a los valores de Elissamburu (2012). Si bien no se trata de “Notohippidae”, la intención de incluir estos taxones fue la de obtener algún indicio respecto de la fiabilidad de las estimaciones en los “Notohippidae” provistas por el análisis.



**Fig. 109:** regresiones del logaritmo de la masa (log 10 masa) sobre el logaritmo del tamaño del centroide (log 10 cs) correspondientes a los análisis 2 (craneano) y 5 (mandibular).

Recientemente, y utilizado para el cálculo del coeficiente de encefalización, se estimó la masa para *R. equinus* (85 kg) y *E. latirostris* (119 kg) (Dozo y Martínez, 2015) a partir de una serie de medidas craneanas y dentarias mediante una de las ecuaciones<sup>4</sup> provistas por Mendoza *et al.*, (2006). Como se aprecia en la tabla 7, tales estimaciones resultan sensiblemente mayores a las obtenidas a partir del análisis morfogeométrico del cráneo, y en el caso de *R. equinus*, más próxima al valor obtenido a partir de la mandíbula (no se conoce la mandíbula de *E. latirostris*). En el caso de *Puelia*, no existen estimaciones previas en la bibliografía, y solo pudieron estimarse

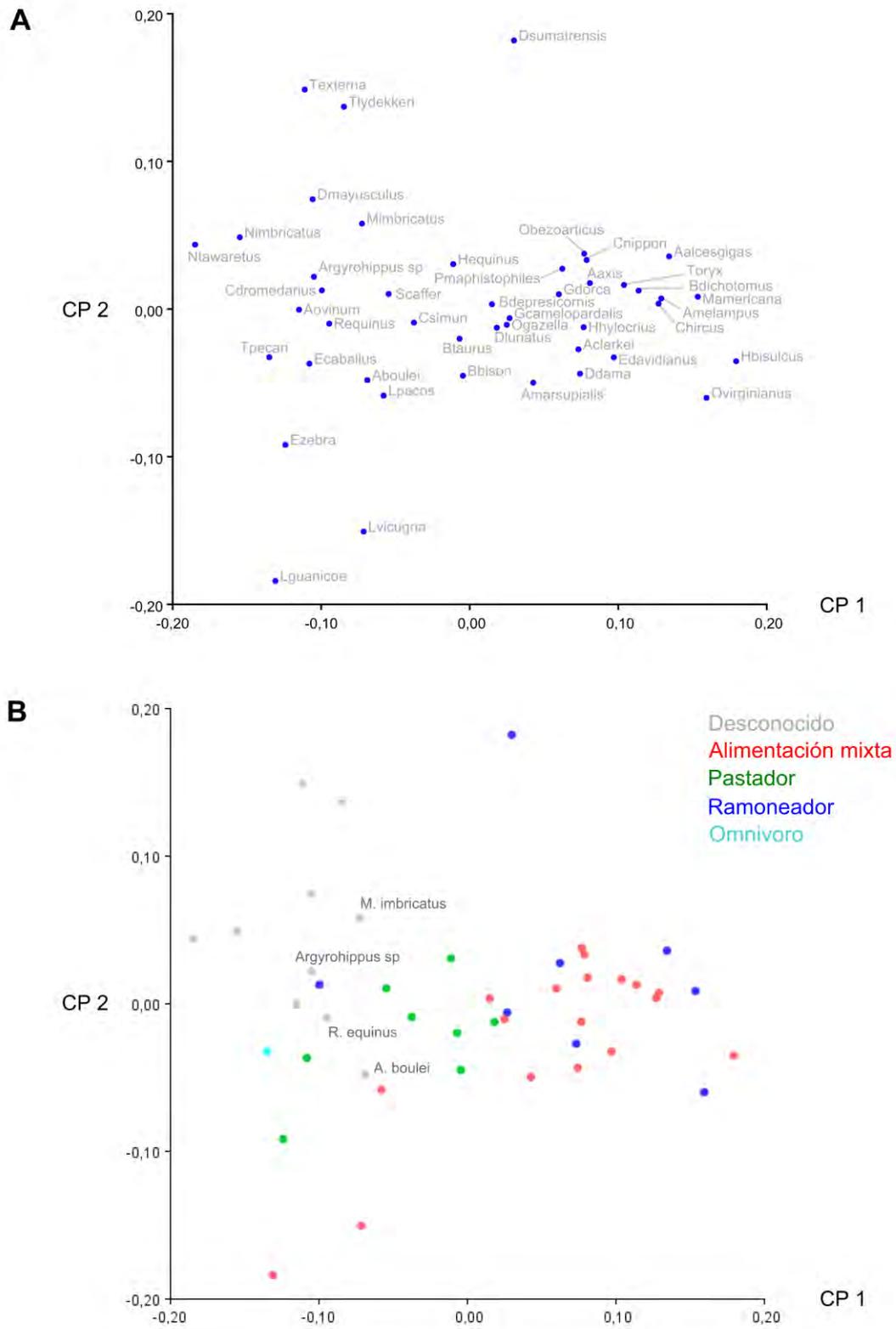
<sup>4</sup>  $\log MC=0,736 \log SUML+0,606 \log SUMW+0,530 \log MZW+0,621 \log PAW+0,741 \log SC-0,157 \log SD+0,603$  siendo MC=masa corporal, SUML=largo del M2, SUMW=ancho del M2, MZW=ancho del hocico, PAW=ancho del paladar, SC=profundidad facial por debajo de la órbita y SD=largo porción posterior del cráneo

en base al cráneo (los registros de mandíbula de ambos taxones son fragmentarios). El valor obtenido para *Puelia* (alrededor de 15 kg en base al espécimen MLP 67II2727) resulta lógico en tanto se trata de uno de los “Notohippidae” más pequeños en términos de medidas craneanas. Lamentablemente no se pudo incluir a *Rhynchippus pumilus* (el “Notohippidae” deseadense más pequeño) ya que el material (muy completo) está extremadamente deformado. Elissamburu (2012) calculó una media de las estimaciones para *R. pumilus* de  $21,83 \pm 4,45$  kg.

Respecto de *Mendozhaippus fierensis*, solo existe un antecedente que, al igual que en *R. equinus* y *E. latirostris*, se estimó para el cálculo del coeficiente de encefalización (Dozo *et al.*, 2015, resumen de congreso). El valor de 82 kg (obtenido a partir de la ecuación ya referida de Mendoza *et al.* [2006]), fue muy superior a la estimación obtenida a partir del análisis morfogeométrico (alrededor de 37 kg). Sin embargo, vale recordar que el espécimen MCNAM PV4004 presenta una leve compresión dorso ventral a nivel de los frontales (solo apreciable a partir del análisis por tomografía) que podría estar distorsionando el valor de masa estimado a partir del centroide. De cualquier manera, resulta poco probable que la corrección de una deformación menor arroje una estimación del doble, pero sí probablemente acercaría los valores a los de *R. equinus*, cuyas medidas craneanas son similares.

### 7.3.2.3 – Tipo de hervivoría en los “Notohippidae”

A diferencia del análisis craneano, el ordenamiento de las especies en el morfoespacio a partir de las variables de forma obtenidas del análisis mandibular, sí mostró un patrón relacionado al tipo de alimentación (Fig. 110). A lo largo de la sección, se hará referencia a éste como “ordenamiento original”, para diferenciarlo del análisis de componentes principales sobre los contrastes independientes (ver a continuación). Como se describió en la sección de materiales y métodos, estas observaciones se realizaron habiendo removido el efecto de la alometría evolutiva en el ordenamiento original en base a la corrección de tamaño obtenida a partir de la regresión de los contrastes sobre el log cs (Klingenberg y Marugán-Lobón, 2013). Por el contrario, no se detectó un patrón de ordenamiento que pudiera atribuirse al ambiente o hábitat (abierto, cerrado o mixto).



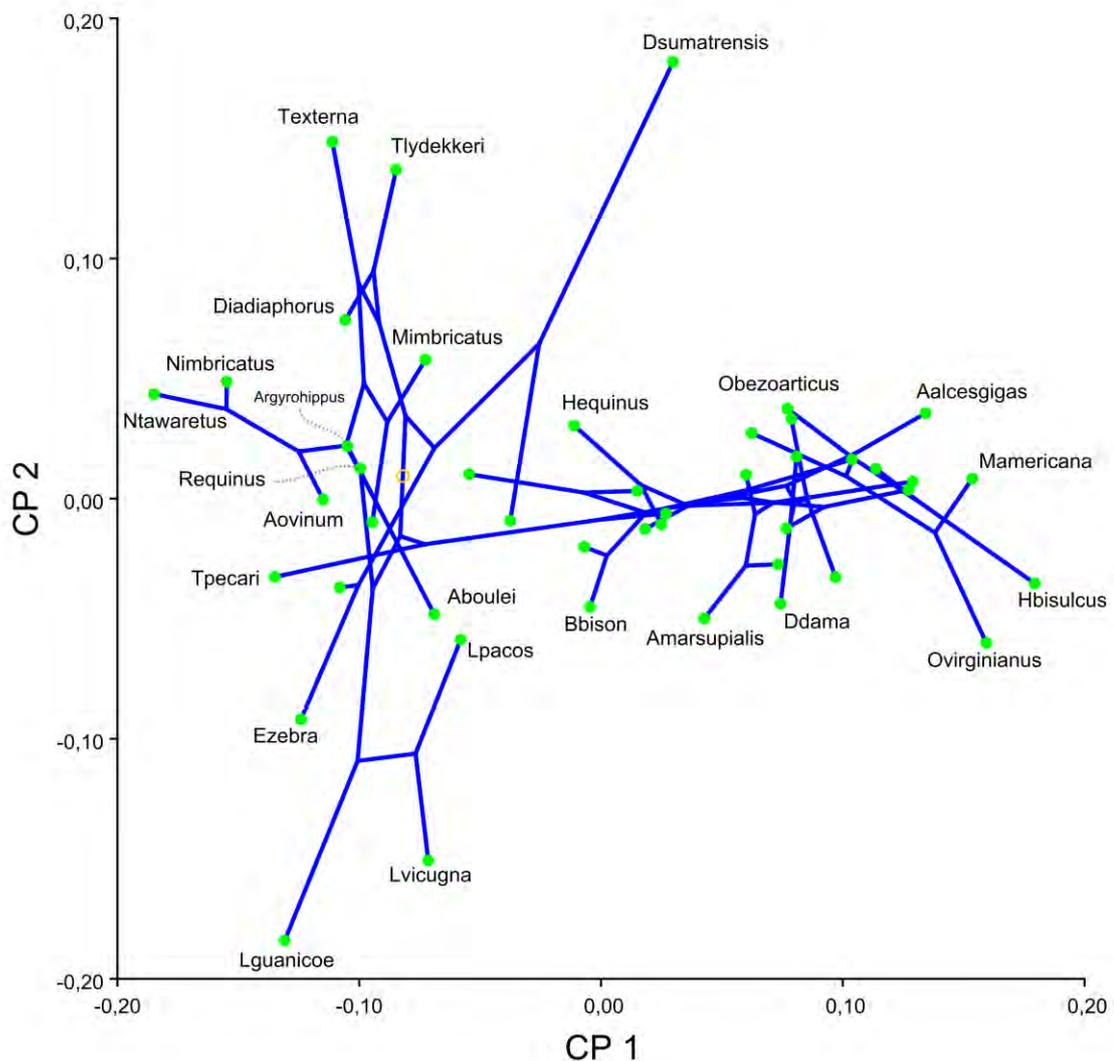
**Fig. 110:** salida gráfica del análisis de componentes principales obtenido a partir de las variables de forma de la mandíbula habiendo corregido el efecto de la alometría evolutiva.

Sin embargo, antes de avanzar en el análisis del ordenamiento y sabiendo que el test de permutación señaló la existencia de señal filogenética en las variables de forma, fue necesario evaluar su efecto a fin de contextualizar las interpretaciones. Es oportuno recordar en esta instancia que el análisis sobre el cual se desarrollará esta sección corresponde al análisis 6, en el cual, como se explicó, se excluyeron los lmk 1, 2 y 11. Mientras que en las especies actuales se observa un gran diastema (entre el último incisivo funcional y el primer premolar funcional) que “alarga” la mandíbula, en las especies fósiles está ausente (o menos desarrollado), por lo que el lmk 2 se desplaza notablemente hacia el extremo anterior. Esta parece ser una fuerte restricción que acentúa el efecto de la filogenia en el ordenamiento, motivo por el cual no fueron considerados para el análisis. Como se detalla en la tabla 6, aun habiendo excluido estos lmk, el test de permutación indicó la existencia de señal filogenética. Gráficamente, la superposición del árbol filogenético sobre los puntos de dato (especies) del gráfico de dispersión, da una idea de su estructuramiento filogenético (Fig.111).

Sin embargo, para evaluar su efecto en forma analítica, se realizó una comparación angular de los vectores de forma (componentes principales [CPs]) del análisis de contrastes filogenéticamente independientes, con los vectores de forma del ordenamiento original. El enfoque se basa en la interpretación de la divergencia (medida como el ángulo entre dos vectores) y de su magnitud (eigenvalor), de manera tal que dos dispersiones de puntos similares se resumirán en CPs (eigenvectores) de similar dirección y magnitud. Por el contrario, dispersiones de puntos muy disímiles serán resumidas por CPs muy divergentes y de magnitudes marcadamente distintas. Los resultados de la comparación angular se resumen en la tabla 8.

Como se observa en la tabla, el ángulo entre el CP1 del ordenamiento original y el CP2 del análisis de contrastes fue de  $48,311^\circ$ . Por su parte, el ángulo entre el CP2 del ordenamiento original y el CP1 del análisis de contraste fue de  $31,957^\circ$ . Considerando que el test de permutación señaló la existencia de señal filogenética, es lógico que los vectores de forma muestren cierta divergencia. De la interpretación de estos valores se desprende que, aun habiendo señal filogenética, una gran parte de la variabilidad capturada por los dos primeros CPs del ordenamiento original es explicada por un componente homoplásico (no asociado a la estructura filogenética).

En este contexto, el patrón que emerge del ordenamiento (Fig. 110) sugiere que ese componente homoplásico podría estar asociado a la alimentación.



**Fig. 111:** esquema de relaciones evolutivas de los taxones incluidos en el análisis mandibular proyectado sobre el gráfico de dispersión de los datos en función de los dos CPs del ordenamiento original.

Si se comparan las grillas de deformación de los dos CPs de ambos análisis, se puede apreciar gráficamente la similitud en la dirección del cambio (Fig. 112). De ellos, el más relevante es el del CP1 del ordenamiento original y el CP2 de los contrastes. Como se observa en las grillas, se caracterizan por el desplazamiento de los lmsks de la región angular (8, 9 y 10 de la numeración general) asociados a la inserción del masetero (8 y 10) y a la amplitud de la curvatura del borde posteroventral de la mandíbula (9). De acuerdo a lo esperado, los ramoneadores y los de alimentación mixta (que en el ordenamiento tienden a ubicarse hacia el extremo

positivo del CP1) muestran mandíbulas más gráciles y un ángulo mandibular más acentuado.

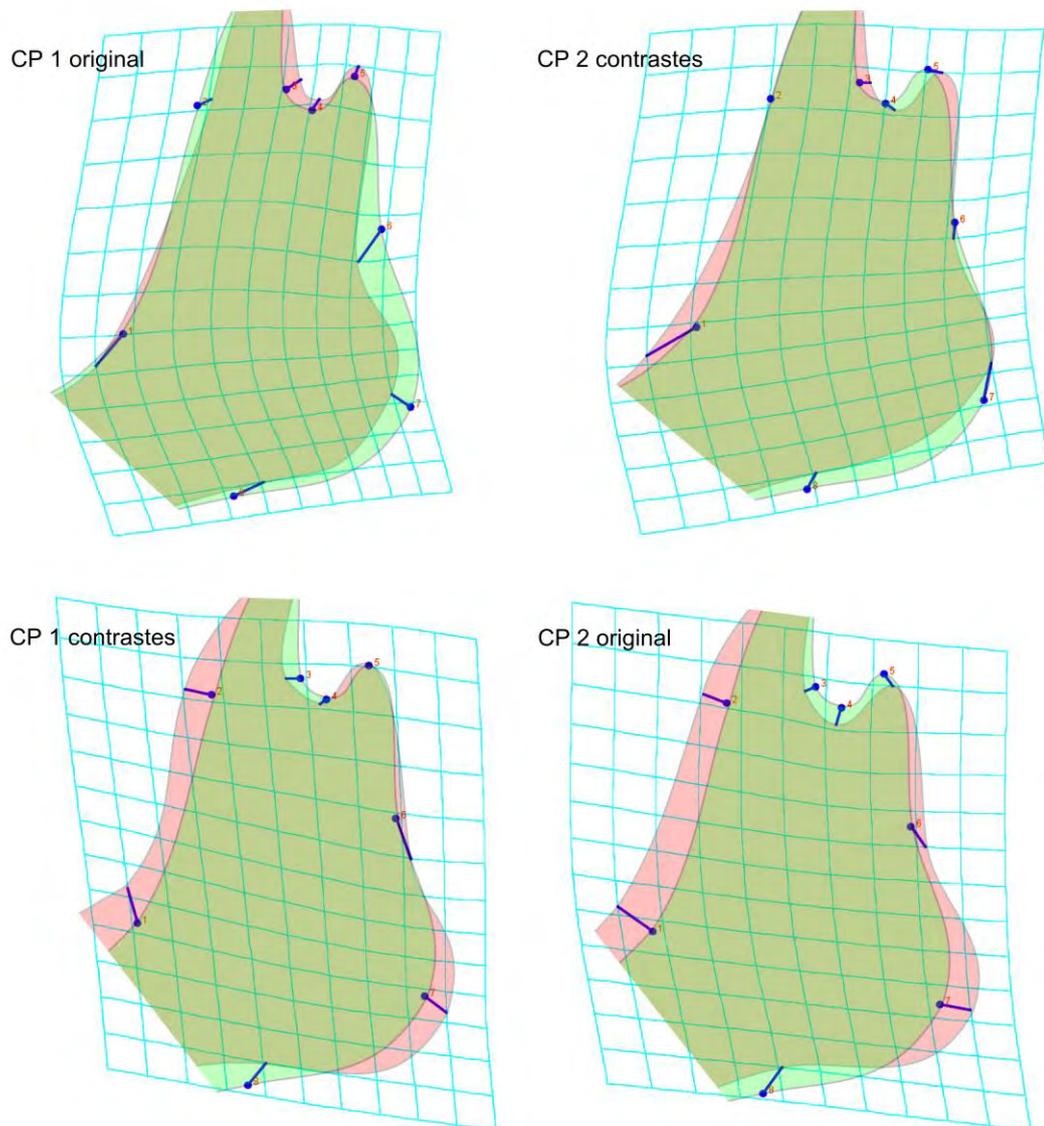
**Tabla 8:** comparación angular de los CPs

		Original		
		CP1 (0,00977613 46,040%)	CP2 (0,00412940 19,447%)	CP3 (0,00289208 13,620%)
Contrastes independientes	CP1 (0,00288168 37,166%)	87,478	<b>31,957</b>	59,699
	CP2 (0,00171445 22,112%)	<b>48,311</b>	69,712	57,852
	CP3 (0,00111741 14,411%)	52,606	73,105	50,706

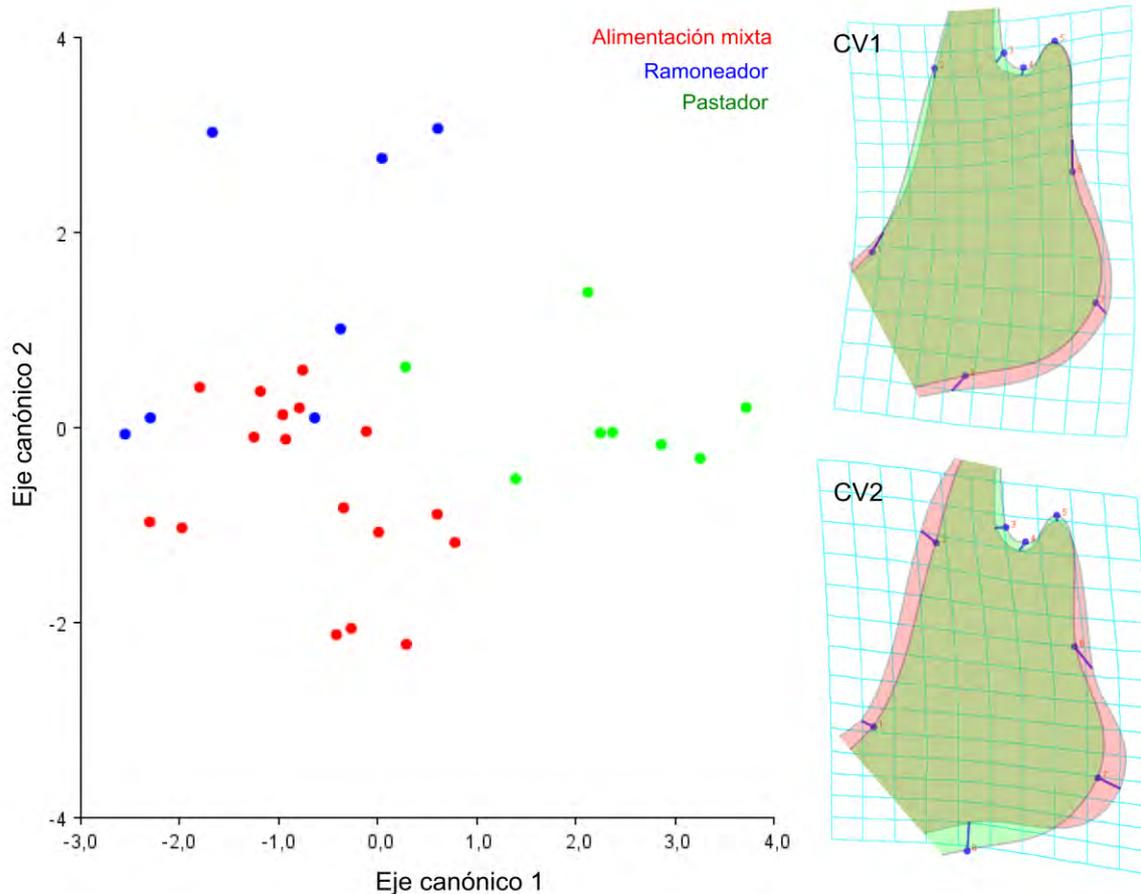
**Tabla 8:** comparación angular (en grados) entre los tres componentes principales del análisis de contrastes independientes y los tres componentes principales del ordenamiento original. Entre paréntesis se indican los eigenvalores de cada vector y el porcentaje de varianza explicada.

Finalmente, bajo la hipótesis de la existencia de un componente homoplásico influyente asociado al tipo de alimentación, los CPs de un análisis discriminante canónico sobre la muestra de actuales (utilizando la dieta como variable de clasificación), deberían mostrar cierta similitud con el cambio observado a lo largo del CP1 del ordenamiento original. La figura 113 muestra el gráfico de dispersión de los dos ejes canónicos principales que maximizan la separación entre ramoneadores, pastadores y de alimentación mixta, y la variación morfológica a lo largo de estos dos ejes. Allí se puede apreciar que la variación asociada al eje canónico 1 (aquel que mejor segrega a los pastadores respecto de los ramoneadores y los de alimentación mixta) involucra el desplazamiento de los mismos lmxs (8, 9 y 10) que el CP1 del ordenamiento original y el CP2 de los contrastes. Como se observa en la figura, los pastadores (asociados a valores positivos del eje canónico 1) muestran un ángulo mandibular más amplio, dando a la mandíbula un aspecto más robusto. Respecto del eje canónico 2, parece segregar (aunque de manera menos eficiente) los ramoneadores respecto de los pastadores y los de alimentación mixta. De acuerdo a lo que se puede apreciar en la grilla de deformación, los ramoneadores (asociados a

valores positivos del eje canónico 2) muestran mandíbulas más esbeltas y un ángulo mandibular más acentuado y proyectado posteroventralmente. Si bien el número de individuos limita el poder inferencial del análisis, el resultado es consistente con la hipótesis de que el tipo de alimentación explica en gran medida la dispersión de los puntos del ordenamiento original, aun habiendo un componente filogenético fuerte. En otras palabras, la variación filogenética, la variación total, y la variación asociada al tipo de alimentación, están alineadas en el morfoespacio y pueden ser descritas por (aproximadamente) los mismos desplazamientos de *landmarks*.



**Fig. 112:** grillas de deformación asociadas al cambio morfológico a lo largo de los CPs del ordenamiento original y del análisis de contrastes independientes.



**Fig. 113:** salida gráfica del análisis discriminante canónico y grillas de deformación asociadas al cambio morfológico a lo largo de los ejes canónicos que maximizan la separación entre las categorías de alimentación.

## 7.4 – Conclusiones

Siguiendo el orden en que fueron abordados a lo largo del capítulo, se resumen a continuación algunos puntos relevantes a modo de consideraciones finales:

1- Los resultados del análisis de mesodesgaste sugieren que *Rhynchippus equinus* habría incorporado en su dieta un alto porcentaje de material abrasivo. Fue clasificado por el análisis discriminante como pastador o de “alimentación mixta” en función del contexto comparativo a partir del cual se caracterizó su relieve oclusal. En cuanto a las variables en sí, resultaron más eficientes en la segregación de los grupos según su alimentación que según su hábitat. De cualquier manera, el limitado N y la complejidad en la interacción de los factores abrasivos extrínsecos e intrínsecos que afectan el relieve oclusal, impiden arriesgar conclusiones respecto de la predominancia de uno sobre otro. De manera consistente, el análisis jerárquico de

conglomerados agrupó a *R. equinus* junto a especies actuales pastadoras y de alimentación mixta.

2- Los análisis morfogeométricos permitieron estimar la masa corporal de las especies *Rhynchippus equinus*, *Mendozahippus fierensis*, *Eurygenium latirostris*, *Morphippus imbricatus*, *Argyrohippus boulei* y *Puelia coarctatus*. La constancia en las estimaciones obtenidas a partir de los análisis craneanos destaca las bondades del tamaño del centroide como estimador. Aún tratándose de cuatro configuraciones de lmks similares pero no iguales (dos unilaterales y dos bilaterales) los valores arrojados fueron muy consistentes. En el caso del análisis 4, los valores obtenidos fueron algo menores, sugiriendo que la expansión lateral del arco cigomático (variabilidad que no es capturada por la configuración de lmks del análisis 4) tiene implicancias en la estimación. Por su parte, la estimación a partir de la mandíbula arrojó valores sensiblemente mayores a las obtenidas a partir del cráneo, y en los casos en que pudieron establecerse comparaciones, fueron más próximas a las medias de los valores tomados de la bibliografía provistos por Elissamburu (2012). Aún así, no hay elementos concretos que permitan considerar más fiables a las estimaciones en base al cráneo por sobre aquellas obtenidas en base a la mandíbula (o viceversa), por lo que ambas deben ser tenidas en cuenta.

3- Finalmente, y en un contexto de variación filogenética, variación total, y variación asociada al tipo de alimentación alineadas, el análisis morfogeométrico de la mandíbula sugiere para los “*Notohippidae*” un tipo de alimentación por pastoreo o mixta, siendo menos probable un tipo de alimentación por ramoneo. Debe notarse que las especies incluidas en los análisis corresponden a géneros deseadenses y postdeseadenses, excluyendo a representantes predeseadenses como *Eomorphippus*, *Puelia* o *Pampahippus*. Lamentablemente, su inclusión por el momento parece poco probable dado el carácter fragmentario de su registro, lo cual no quita que eventualmente se den a conocer nuevos hallazgos o se desarrollen protocolos (como la aproximación de Giannini y García-López, 2014) que permitan considerarlos en el futuro. Estos resultados son consistentes con los resultados del análisis de mesodesgaste aplicado sobre *R. equinus* mencionado en el punto 1, los cuales sugieren una dieta abrasiva. Algunas implicancias a nivel general que surgen del cruce de las estimaciones de masa y de las inferencias acerca de la dieta, serán retomadas en el capítulo siguiente (Discusión y conclusiones generales de la tesis).

## 8: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES DE LA TESIS

El presente constituye el último capítulo de esta tesis y su finalidad es la de destacar algunos de los principales resultados en un contexto de análisis más general y sintético, diferente del abordaje focalizado y extendido de cada capítulo. Además, se mencionan las perspectivas a futuro en relación a algunos de los aspectos discutidos y se resumen los principales aportes a modo de conclusiones finales.

### 8.1 – Consideraciones sistemático-filogenéticas, registro fósil y perspectivas

Considerando los años en los que fueron descritos los géneros mencionados a lo largo de la tesis, es posible identificar lo que podrían considerarse dos “pulsos” o momentos de incremento del número de géneros o especies conocidas. El primero está dado por las descripciones originales de Ameghino de finales del siglo XIX y principios del siglo XX (citadas oportunamente a lo largo del texto), al que sobrevino un largo período de importantes contribuciones en las que se discutieron aspectos morfológicos, sistemáticos, e incluso ecológicos, pero en un contexto relativamente constante en relación al número de géneros conocidos. El segundo pulso comienza a partir de la descripción del género *Pampahippus* (Bond y López, 1993) y se extiende hasta el día de hoy. A lo largo de estos últimos 25 años, se han descrito al menos nueve especies, de las cuales, al menos cinco, corresponden a los últimos 10 años.

Un elemento analítico destacado es el cambio en el foco de la discusión sistemático-filogenética a partir del comienzo de este segundo pulso. Mientras que en las publicaciones previas gran parte de la atención se ponía en las hipótesis de agrupamiento interno, el trabajo de Bond y López (1993) introdujo, a partir de su propuesta de ampliar la diagnosis de la familia (e incluir a géneros como *Puelia* o *Pampahippus*), el tema del origen y los límites del agrupamiento. De ahí que tanto *Pampahippus* como *Puelia*, se hayan convertido en taxones gravitantes en el entendimiento de la evolución ya no de los “Notohippidae”, sino de agrupamientos jerárquicos mayores como los eutoxodontoideos aquí propuestos, o incluso los

Toxodontia. En el contexto particular de esta tesis (y de varios antecedentes), el posicionamiento de estos géneros por fuera del “clado J” (Fig. 98) desafía severamente la hipótesis de Bond y López (1993), puesto que cualquier propuesta de agrupamiento tan amplia como para incluir a *Pampahippus* y a *Puelia* junto a géneros deseñados típicos, implicaría también la inclusión los Leontiniidae y Toxodontidae.

En cuanto al avance en el conocimiento de estos dos géneros, su situación es bastante diferente. Mientras que en el caso de *Pampahippus* las recientes descripciones de *P. secundus* y *P. powelli* han representado importantes contribuciones, el registro fósil de *Puelia* sigue siendo muy limitado, en muchos casos de pobre preservación y en general muy fragmentario. Sumado esto a que varios ejemplares citados en la bibliografía están extraviados, su estudio se torna una tarea muy compleja. La excepción es, sin lugar a dudas, el cráneo MLP 67-II-27-27, asignado a *Puelia coarctatus*. De cualquier manera, su asignación descansa sobre una estructura sistemática endeble y se basa en comparaciones limitadas por el muy avanzado desgaste que muestra su dentición. Por tal motivo, en la mayoría de las publicaciones (excepto en Bond y Deschamps [2010]), el espécimen es considerado como *Puelia* sp., siendo extremadamente valioso en el contexto filogenético de los Toxodontia, pero de relativa utilidad para su comparación con otros especímenes asignados al género. Como se mencionó en la sección 4.2.3, serán un gran aporte las contribuciones del Lic. Mariano Bond, quien se encuentra estudiando la sistemática del género (comunicación personal).

*Eomorphippus* también representa un taxón con perspectivas de contribuir en varios aspectos al conocimiento de los Toxodontia. Wyss *et al.* (1994) mencionaron una nueva especie asignada al género y dos nuevas especies (sin asignación genérica) provenientes del valle del río Tinguiririca (Tinguiririquense, Chile central). Posteriormente, Wyss *et al.* (2005, resumen) precisaron que la nueva especie asignada a *Eomorphippus* era similar a *E. obscurus* pero aproximadamente 20% más grande. Además, señalaron que de las dos nuevas especies sin asignación genérica mencionadas en Wyss *et al.* (1994), una de ellas correspondería a una segunda nueva especie de *Eomorphippus*. Lamentablemente, incluso habiendo sido referidas nuevamente por Croft *et al.* (2008), la descripción y publicación por parte de los autores permanece pendiente. Entre los especímenes mencionados se destaca SGO PV 3046, un cráneo bastante completo y relativamente bien preservado (Fig. 2 en Croft

*et al.* [2008]). Indudablemente, la inclusión de estas especies en futuros análisis será muy relevante no solo desde un punto de vista sistemático-filogenético, sino también bioestratigráfico y paleobiogeográfico.

Por su parte, el “*Notohippidae*” n. gen., n. sp., proveniente de Barrancas Blancas (sureste de Chubut), corresponde al Toxodonte más completo (paladar y mandíbula con toda la dentición) conocido para dicha localidad. De acuerdo a Dozo *et al.* (2014), la fauna de Barrancas Blancas muestra afinidades con faunas tinguiririquenses y deseadenses, por lo que se presume una antigüedad comprendida entre estas dos edades mamífero. Considerando la posición del “*Notohippidae*” n. gen., n. sp. respecto de géneros típicamente deseadenses como *Mendozahippus*, *Rhynchippus*, *Eurygenium*, *Patagonhippus* y *Morphippus*, una edad predeseadense para la nueva especie implicaría desplazar levemente los nodos T, Q y O (Fig. 98) hacia algún punto entre el Tinguiririquense y el Deseadense. El carácter potencial de todas estas afirmaciones responde a tres circunstancias: (1) la posición del “*Notohippidae*” n. gen. n. sp. dentro del clado T (como grupo hermano del clado U) debe considerarse tentativa hasta tanto no se complete la descripción de los restos (existe material en preparación que eventualmente permitirá corroborar el relevamiento de estados de los caracteres, (2) a excepción de *Rhynchippus* (también presente en Barrancas Blancas), el resto de los taxones son conocidos solo para niveles típicamente deseadenses, y (3) la antigüedad de Barrancas Blancas se estima exclusivamente en base a su composición faunística (no existen dataciones que brinden mayor certeza respecto de su edad).

El registro es evidentemente mucho más rico en lo que respecta a yacimientos deseadenses típicos, motivo por el cual muchas de las apreciaciones que históricamente se han hecho acerca de los “*Notohippidae*”, en general responden a características asociadas a estos géneros, agrupados tradicionalmente bajo el nombre de “*Rhynchippinae*”. Al relativamente abundante registro fósil proveniente de yacimientos patagónicos clásicos (principalmente de *Rhynchippus equinus*, *Rhynchippus pumilus*, *Eurygenium latirostris* y *Morphippus imbricatus*), se sumaron los excelentes especímenes de *Mendozahippus fierensis* (Quebrada Fiera, Mendoza, Argentina), *Eurygenium pacegnum* y *Pascualhippus boliviensis* (Salla, Bolivia), resultando en un núcleo mucho más conocido que los “*Notohippidae*” predeseadenses o santacrucenses. Sin embargo, más allá de ocupar posiciones próximas en el cladograma, no surge de las hipótesis obtenidas un agrupamiento que los contenga. El

término “Rhynchippinae” (sin importar la jerarquía taxonómica que se le atribuya) no refleja un agrupamiento explicado por ancestralidad común, por lo cual su empleo con fines sistemáticos es incorrecto a la luz de los resultados de esta tesis y de las hipótesis previas.

Por el contrario, el registro postdeseadense es mucho más limitado en términos de taxones reconocidos. Los únicos dos géneros santacrucenses que hoy se reconocen son *Argyrohippus* y *Notohippus* (*Perhippidion*, *Pseudohippus* y *Stilhippus* se consideran actualmente sinónimos de *Argyrohippus*), los cuales presentan notables afinidades a nivel de la morfología oclusal. Uno de los aspectos más relevantes es la presencia de una gruesa capa de cemento en la superficie de las coronas. En cuanto a *Argyrohippus*, si bien se cuenta con un importante registro, este se restringe principalmente a la dentición, mandíbula y postcráneo (escaso). Por el contrario, la morfología del cráneo no asociada al paladar y parte del maxilar solo se conoce parcialmente a través del espécimen (AMNH FM29685). Aún cuando a primera vista sugiere la preservación de gran parte del rostro, región frontal y parietal, varias regiones están reconstruidas (Fig. 80), por lo que su aspecto general debe considerarse con precaución. En cuanto a *Notohippus toxodontoides*, su registro es extremadamente limitado, estando representado solo por escasas piezas de la dentición y fragmentos mandibulares y del paladar asignados con dudas. Como se mencionó en la sección 5.2.9, Ribeiro y Bond (1999) dieron a conocer la existencia de material fósil provenientes de Cerro Centinela (Santa Cruz, Argentina). En la publicación (resumen de congreso) los autores señalaron que se trata de importantes restos craneanos y mandibulares, los cuales, al día de hoy, no han sido publicados.

En este contexto, las perspectivas son auspiciosas. En primer lugar, existen al menos tres probables nuevas especies del Tinguiririquense de Chile pendientes de publicación (Wyss *et al.*, 1994; Wyss *et al.*, 2005; Croft *et al.*, 2008), dos de ellas referidas tentativamente a *Eomorphippus*, género por demás valioso en el contexto sistemático-filogenético de los eutoxodontoideos. En segundo lugar, existe material inédito de *Notohippus toxodontoides* (Ribeiro y Bond, 1999), que de acuerdo a los autores, completaría significativamente el limitado registro del taxón. Y en tercer lugar, permanece pendiente la aplicación de técnicas descriptivas complementarias (como los análisis por tomografía ya aplicado en *Rhynchippus*, *Eurygenium* y *Mendozahippus*) a otros especímenes clave como MLP 67-II-27-27 (*Puelia*), PVL 4192

(*Pampahippus*) o SGO PV3046 (*Eomorphippus*). De concretarse, los resultados brindarán idealmente información muy valiosa acerca de aspectos casi desconocidos en *Pampahippus* y *Eomorphippus* (principalmente referidos al oído y basicráneo en general), siendo un antecedente muy relevante la reciente descripción del espécimen IBIGEO-P 12 (*Toxodontia* indet.) del Eoceno medio del noroeste argentino (García-López *et al.*, 2017a).

## 8.2 – Inferencia paleobiológica y contexto paleoambiental

Como se mencionó en el capítulo anterior, la interpretación de la hipsodoncia en términos adaptativos no es tan simple, y en general se asocia a una alimentación abrasiva afectada tanto por agentes intrínsecos como extrínsecos. Por este motivo, la hipsodoncia como indicio de una alimentación rica en pasturas e indicadora de ambientes abiertos no es una interpretación universal sino una circunstancia (frecuente) que depende de la escala y del contexto particular sobre el cual se infiere. El mismo razonamiento es aplicable a los análisis de mesodesgaste, en los que la abrasión puede tener una explicación asociada al ambiente, a un atributo propio de la vegetación (ej. contenido de sílice) o lo más probable, a una combinación de ambos.

En el caso específico de América del Sur, los resultados de Strömberg *et al.* (2012) sostienen que el desarrollo de formas hipsodontes en varios linajes de notoungulados habría precedido por mucho a la expansión de ecosistemas abiertos dominados por pastizales. Esta circunstancia implicaría considerar otros factores para explicar la hipsodoncia, como la ingesta de otro tipo de vegetación rica en sílice o la presencia de particulado sobre la vegetación. Respecto de este último, los autores destacan la gran actividad volcánica registrada durante gran parte del Cenozoico (evidenciada en la Formación Sarmiento por la abundante presencia de ceniza volcánica) y la señalan como el principal factor selectivo en favor de un incremento en la altura relativa de las coronas. En este contexto, el relieve oclusal bajo y el predominio de cúspides redondeadas que agruparon a *R. equinus* junto a ungulados actuales pastadores (o de alimentación mixta dependiendo del análisis) debería interpretarse en el modo más conservador, es decir como evidencia de una alimentación abrasiva.

En el caso del análisis morfogeométrico de la mandíbula, los “Notohippidae” incluidos se ubicaron próximos en el morfoespacio a ungulados actuales pastadores o de alimentación mixta. De acuerdo Strömberg *et al.* (2013), las pasturas representan solo el 6% en las asociaciones de fitolitos provenientes de sedimentos correspondientes al intervalo Eoceno-Oligoceno, indicando un paisaje de bosque subtropical dominado por especies asociadas a ambientes cerrados para ese lapso. En un paisaje como este, resulta más probable una alimentación mixta, al menos en el caso de las especies deseádenses incluidas en el análisis. Por otra parte, algunas características craneanas como el arco premaxilar redondeado, ausencia de crestas faciales marcadas o la posición relativamente adelantada de la órbita, también serían más consistentes con este tipo de alimentación (Gordon e Illius, 1988; Janis, 1995; Solounias y Moelleken, 1993b; Cassini *et al.*, 2011).

En el caso de los representantes santacruceses *Argyrohippus boulei* y el espécimen FMNH P13587 (*Argyrohippus* sp.) (quienes se ubicaron próximos a *R. equinus*), algunas características como la gruesa capa de cemento sobre la superficie de las coronas, pero principalmente el contexto paleoambiental del Mioceno medio-temprano, permitirían pensar en una dieta con una mayor proporción (en comparación con los géneros deseádenses) de especies asociadas a pasturas u otro tipo de vegetación de ambientes abiertos. De acuerdo a Strömberg *et al.* (2012), la evidencia asociada a especies de pastizales abiertos comienza a incrementarse a comienzos del Mioceno (siendo aún un paisaje ampliamente dominado por vegetación boscosa, quizás más heterogénea o con parches de vegetación más abierta), y recién hace ~18,5 Ma se habrían desarrollado los primeros ambientes dominados por pastizales.

### 8.3 – Conclusiones finales

1 - La extensa revisión de gran parte del material fósil correspondiente a los taxones tradicionalmente agrupados bajo el nombre “Notohippidae” permitió una redescrición detallada de cada especie, la revisión de las diagnósis y el relevamiento de estados de los caracteres para su incorporación a un análisis filogenético focalizado en estos taxones.

2 - Los “Notohippidae”, de acuerdo a cualquiera de sus definiciones (*sensu stricto* [Simpson, 1967a] o *sensu lato* [Bond y López, 1993]), constituyen un grupo parafilético, y por lo tanto se desaconseja el empleo del término con fines sistemáticos. Tampoco se reconocen agrupamientos que puedan asociarse a las antiguas subfamilias “Rhynchippinae” y “Notohippinae”. En el caso de la segunda, si bien las especies de *Argyrohippus* y *Notohippus* forman un clado que encuentra relación con los “Notohippinae” propuestos por Simpson (1945), la sinonimia de varios de los géneros que originalmente conformaban el agrupamiento y la condición parafilética de los “Notohippidae”, hacen de éste un clado de relativa relevancia sistemática.

3 - El término “eutoxodontoideos” (definido por el clado J del consenso estricto [Fig. 98]), representa un agrupamiento potencialmente valioso cuyo soporte y recurrencia en hipótesis filogenéticas previas permitiría evaluar su definición formal (¿Eutoxodontoidea?) y evitar el empleo de definiciones ambiguas como la de “toxodontes avanzados”.

4 - En relación a la inferencia paleobiológica, los análisis morfogeométricos permitieron estimar la masa corporal de las especies *Rhynchippus equinus* (~45 a ~70 kg), *Mendozahippus fierensis* (~40 kg), *Eurygenium latirostris* (~55 Kg), *Morphippus imbricatus* (~80 kg), *Argyrohippus boulei* (~80 kg) y *Puelia coarctatus* (~14 kg). La inclusión de otros análogos funcionales (ej. diprodontes e hiracodeos) sería recomendable en futuros análisis para contemplar una mayor variedad de morfotipos comparativos. Las estimaciones ubican a los géneros deseadenses en el rango medio en el contexto de los Notoungulata, y en principio sería consistente con la inferencia respecto del tipo de alimentación.

5 - Los análisis de inferencia dietaria sugieren para los géneros deseadenses y santacrucenses una alimentación por pastoreo o mixta, siendo esta última más factible considerando algunos rasgos craneanos evaluados cualitativamente y teniendo en cuenta el contexto paleoambiental durante el lapso Eoceno-Mioceno.

6 - Lejos de haberse agotado, las perspectivas en el campo anatómico-descriptivo y sistemático-filogenético de los Toxodontia en general y de los eutoxodontoideos en particular, son auspiciosas en términos de especies recientemente descriptas y otras en proceso. Paralelamente, el empleo de técnicas como los análisis por tomografía han permitido describir aspectos de la morfología

endocraneana previamente poco explorados (principalmente referidos al basicráneo en general y a la región auditiva) y su incorporación a las discusiones sistemáticas y paleobiológicas. Dada la morfología aparentemente conservada de varias de las estructuras asociadas a estas regiones, la información obtenida a partir de especímenes excepcionales (como muchos de los considerados en esta tesis), representa información potencialmente valiosa no solo en el seno de los agrupamientos de menor jerarquía, sino a nivel de otros grupos de Toxodontia e incluso de los Notoungulata en general.

## 9: BIBLIOGRAFÍA

- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Ital J Zool* 71:5–16.
- Ameghino F. 1891. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural* 1 (3):129–167.
- Ameghino F. 1894. Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 13:259–445.
- Ameghino F. 1895. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. *Boletín Instituto Geográfico Argentino* 15:603–660.
- Ameghino F. 1897. Les mamíferes crétacés de l'Argentine. *Boletín Instituto Geográfico* 18:405–521.
- Ameghino F. 1899. Sinopsis geológico-paleontológica: Suplemento (Adiciones y correcciones), La Plata: Imprenta La Libertad.
- Ameghino F. 1900-1902. L'age des formations sédimentaires de Patagonie. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 54:220–249.
- Ameghino F. 1901. Notices préliminaires sur les ongulés nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 16:348–426.
- Ameghino F. 1902a. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Colpodon*. *Boletín Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 17:71–141.
- Ameghino F. 1902b. Notices préliminaires sur des mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 17:5–70.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 58:327–341.
- Anderson JF, Hall-Martin A y Russell DA. 1985. Long bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. *J Zool.* 207:53–61.

- Andrews P, Lord JM y Evans EMN. 1979. Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biol J Linn Soc.* 11:177–205.
- Anyonge W. 1993. Body mass in large extant and extinct carnivores. *J Zool.* 231:339–350.
- Aldezabal A y Garin I. 2000. Browsing preference of feral goats (*Capra hircus* L.) in a Mediterranean mountain scrubland. *Journal of Arid Environments* 44:133–142.
- Babot MJ, Powell JE y de Muizon C. 2002. *Callistoe vincei*, a new Proborhyaenidae (Borhyaenoidea, Metatheria, Mammalia) from the Early Eocene of Argentina. *Geobios* 35:615–629.
- Beck RMD y Lee MSY. 2014. Ancient dates or accelerated rates? Morphological clocks and the antiquity of placental mammals. *Proc Roy Soc. B.* 281: 20141278.
- Biknevicius AR. 1999. Body mass estimation in armoured mammals: cautions and encouragements for the use of parameters from the appendicular skeleton. *J Zool.* 248:179–187. doi:10.1111/j.1469-7998.1999.tb01194.x.
- Biknevicius AR, McFarlane DA y MacPhee RDE. 1993. Body size in *Amblyrhiza inundata* (Rodentia: Caviomorpha), an Extinct Megafaunal Rodent from the Anguilla Bank, West Indies: Estimates and Implications. *Am Mus Novit.* 3079:1–25.
- Billet G. 2010. New Observations on the Skull of *Pyrotherium* (Phyrotheria, Mammalia) and New Phylogenetic Hypotheses on South American Ungulates. *J Mammal Evol.* 17:21–59.
- Billet G. 2011. Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) based on cranial and dental characters. *J Syst Paleontol.* 4:481–497.
- Billet G y de Muizon C. 2013. External and internal anatomy of a petrosal from the late Paleocene of Itaboraí, Brazil, referred to Notoungulata (Placentalia). *J Vertebr Paleontol.* 33:455–469.
- Billet G, de Muizon C y Mamani Quispe B. 2008. Late Oligocene mesotheriids (Mammalia, Notoungulata) from Salla and Lacayani (Bolivia): implications for basal mesotheriid phylogeny and distribution. *Zool J Linn Soc.* 152:153–200.
- Bond M y Vucetich MG. 1983. *Indalecia grandensis* gen. et sp. nov. del Eoceno temprano del Noroeste Argentino, tipo de una nueva subfamilia de los Adianthidae (Mammalia, Litopterna). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 37:107–117.

- Bond M y López G. 1993. El primer Notohippidae (Mammalia, Notoungulata) de la Formación Lumbrera (Grupo Salta) del noroeste argentino: consideraciones sobre la sistemática de la familia. *Ameghiniana* 30:59–68.
- Bond M y Deschamps CM. 2010. The Mustersan Age at Gran Barranca, a review. En: *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, Madden RH, Carlini AA, Vucetich MG y Kay RF (editores). Cambridge: University of Cambridge Press. pp. 255–263. ISBN-13: 9780521872416.
- Bond M, López G y Reguero M. 1997. Rocas Bayas, una localidad fosilífera Paleógena de la Provincia de Río Negro, República Argentina. *Ameghiniana* 34(4) Suplemento Resúmenes: R533.
- Bookstein FL. 1991. *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bostelmann E, Ciancio M, Rinderknecht A y Perea D. 2011. The Cingulata (Mammalia, Xenarthra) of the Fray Bentos Formation (Late Oligocene) of Uruguay. *Ameghiniana* 48 (4) Suplemento Resúmenes: R145–R146.
- Bostelmann J, Le Roux J, Vásquez A, Gutiérrez NM, Oyarzún JL, Carreño C, Torres T, Otero R, Llanos A, Fanning CM y Hervé F. 2013. Burdigalian deposits of the Santa Cruz Formation in the Sierra Baguales, Austral (Magallanes) Basin: Age, depositional environment and vertebrate fossils. *Andean Geology* 40(3):458–489. doi: 10.5027/andgeoV40n3-a04.
- Bown TM, Fleagle JG, Reed KE y Dozo MT. 1993. The Eocene-Miocene geology of Cabeza Blanca, a vertebrate fossil locality in Southeast Chubut province, Argentina. *J Vertebr Paleontol.* 13(3) Suplemento Resúmenes: 27A.
- Carrapa B, Bywater-Reyes S, DeCelles PG, Mortimer E y Gehrels GE. 2012. Late Eocene-Pliocene basin evolution in the Eastern Cordillera of northwestern Argentina (25–26 S): regional implications for Andean orogenic wedge development. *Basin Res.* 23:1–20.
- Cassini GH. 2013. Skull geometric morphometrics and palaeoecology of santacrucian (late early Miocene; Patagonia) native ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata). *Ameghiniana* 50 (2):193–216.
- Cassini GH, Mendoza M, Vizcaino SF y Bargo S. 2011. Inferring habitat and feeding behaviour of early Miocene notoungulates from Patagonia. *Lethaia* 44:153–165.

- Cassini GH, Vizcaino SF y Bargo MS. 2012. Body mass estimation in early Miocene native South American ungulates: a predictive equation based on 3D landmarks. *J Zool.* 287:53–64.
- Cerdeño E y Vera B. 2010. *Mendozahippus fierensis*, gen. et sp. nov., new Notohippidae (Notoungulata) from the late Oligocene of Mendoza (Argentina). *J Vertebr Paleontol.* 30:1805–1817.
- Cerdeño E y Vera B. 2014a. New data on diversity of Notohippidae from the Oligocene of Mendoza, Argentina. *J Vertebr Paleontol.* 34(4):941–950.
- Cerdeño E y Vera B. 2014b. A new Leontiniidae (Notoungulata) from the Late Oligocene beds of Mendoza Province, Argentina. *J Syst Paleontol.* doi: 10.1080/14772019.2014.982727.
- Cerdeño E, Reguero M y Vera B. 2010. Taxonomic reinterpretation of a Notoungulata Typotheria from the early Oligocene of Cañadón Blanco (Chubut, Argentina). *Ameghiniana* 47(3):401–405.
- Chaffee RG. 1952. The Deseadan vertebrate fauna of the Scarritt Pocket, Patagonia. *Bull Am Mus Nat Hist.* 98:507–562.
- Cifelli R. 1983. The origin and affinities of the South American Condylarthra and early Tertiary Litopterna (Mammalia). *Am Mus Novit.* 2772.
- Cifelli R. 1985. South American ungulate evolution and extinction. En: *The Great American Biotic Interchange*, Stehli F y Wedd S (editores). New York: Plenum Press. pp. 249–266.
- Cifelli R. 1993. The phylogeny of the native South American ungulates. En: *Mammal Phylogeny, Volume 2: Placentals*, Szalay FS, Novacek MJ y McKenna MC (editores). New York: Springer Verlag. pp. 195–216.
- Cladera G, Ruigomez E, Ortiz Jaureguizar E, Bond M y López G. 2004. Tafonomía de la Gran Hondonada (Formación Sarmiento, edad-mamífero Mustersense, Eoceno Medio) Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 41:315–330.
- Clauss M, Kaiser T y Hummel J. 2008. The morphophysiological adaptations of browsing and grazing mammals. En: *The ecology of browsing and grazing*, Gordon, IJ y Prins HHT (editores). Heidelberg: Springer. pp. 47–88.
- Cock AG. 1966. Genetical aspects of metrical growth and form in animals. *Q Rev Biol.* 41:131–190.

- Couto-Ribeiro G. 2010. Avaliação morfológica, taxonômica e cronológica dos mamíferos fósseis da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté), Estado de São Paulo, Brasil. Tesis de Maestría. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. doi:10.11606/D.41.2010.tde-15022011-104125.
- Croft DA. 1999. Placentals: endemic South American ungulates. En: The Encyclopedia of Paleontology, Singer R (editor). Chicago: Fitzroy-Dearborn Publishers. pp. 890–906.
- Croft DA. 2000. Archaeohyracidae (Mammalia: Notoungulata) from the Tinguiririca fauna, central Chile, and the evolution and paleoecology of South American mammalian herbivores. Tesis Doctoral, University of Chicago, Chicago.
- Croft DA. 2001. Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (cenograms). *Diversity and Distributions* 7:271–287. doi:10.1046/j.1366-9516.2001.00117.x.
- Croft DA, Flynn JJ y Wyss AR. 2004. Notoungulata and Litopterna of the early Miocene Chucal Fauna, northern Chile. *Fieldiana: Geology* 50:1–52.
- Croft DA y Anderson LC. 2008. Locomotion in the extinct Notoungulate *Protypotherium*. *Paleontologia Electronica* 11:1–20.
- Croft DA y Weinstein D. 2008. The first application of the mesowear method to endemic South American ungulates (Notoungulata). *Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol.* 269:103–114.
- Croft DA, Bond M, Flynn JJ, Reguero M y Wyss AR. 2003. Large archaeohyracids (Typotheria, Notoungulata) from Central Chile and Patagonia, including a revision of *Archaeotypotherium*. *Fieldiana, Geology* 49:1–38.
- Croft DA, Flynn JJ, Wyss AR. 2008. The Tinguiririca fauna of Chile and the early stages of “modernization” of South American mammal faunas. *Arquivos Mus Nac, Río de Janeiro* 66(1):191–211.
- Damuth J y MacFadden BJ. 1990. Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications. Cambridge: Cambridge University Press.
- Del Papa CE, García V y Quattrocchio, M. 2002. Sedimentary facies and palynofacies assemblage in Eocene perennial lake, Lumbrera Formation, northwest Argentina. *J South Am Earth Sci* 15:553–569.
- Del Papa CE, Hongn F, Powell JE, Payrola P, Do Campo M, Strecker M, Petrinovic I, Smith A y Pereyra R. 2013. Middle Eocene-Oligocene broken-foreland evolution in

- the Andean Calchaquí Valley, NW Argentina: insights from stratigraphic, structural and provenance studies. *Basin Res.* 25:574–593.
- Deraco MV y García-López DA. 2015. A new Eocene Toxodontia (Mammalia, Notoungulata) from northwestern Argentina. *J Vertebr Paleontol.* doi: 10.1080/02724634.2015.1037884.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Tablada M y Robledo CW. 2012. InfoStat versión 2012. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- Dompierre H y Churcher CS. 1996. Premaxillary shape as an indicator of the diet of seven extinct late Cenozoic New World camels. *J Vertebr Paleontol.* 16(1):141–148.
- Dozo MT y Martínez G. 2015. First Cranial Endocasts of late Oligocene Notohippidae (Notoungulata): Implications for Endemic South American Ungulates Brain Evolution. *J Mammal Evol.* doi: 10.1007/s10914-015-9298-5.
- Dozo MT, Ciancio M, Bouza P y Martínez G. 2014. Nueva asociación de mamíferos del Paleógeno en el este de la Patagonia (provincia de Chubut, Argentina): implicancias biocronológicas y paleobiogeográficas. *Andean geology* 41(1):224–247.
- Dozo MT, Martínez G, Vera B y Cerdeño E. 2015. Paleoneurología de Leontiniidae y "Notohippidae" (Notoungulata) del Oligoceno tardío de Mendoza, Argentina. Simposio: Nuevas perspectivas en el estudio de la anatomía endocraneana de vertebrados en América del Sur (a la memoria de Juan Carlos Quiroga). V Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Libro de resúmenes: 99. Colonia, Uruguay.
- Dryden IL, Mardia KV. 1998. *Statistical Shape Analysis*. Chichester: John Wiley & Sons.
- Dunn R, Madden RH, Kohn MJ, Schmitz MD, Strömberg CAE, Carlini AA, Ré GH y Crowley J. 2013. A new chronology for middle Eocene-Early Miocene South American Land Mammal Ages. *Geol Soc Am Bull.* 125(3-4):539–555.
- Elissamburu A. 2004. Análisis morfométrico y morfofuncional del esqueleto apendicular de *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata). *Ameghiniana* 41:363–380.
- Elissamburu A. 2012. Estimación de la masa corporal en géneros del Orden Notoungulata. *Estudios Geológicos* 68: 91–111.

- Estabrook GF. 1992. Evaluating undirected positional congruence of individual taxa between two estimates of the phylogenetic tree for a group of taxa. *Syst Biol.* 41:172–177.
- Fariña RA, Vizcaíno SF y Bargo MS. 1998. Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozool Neotrop.* 5:87–108.
- Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am Nat.* 125:1–15.
- Figueirido B, Serrano-Alarcón FJ, Slater GJ y Palmqvist. 2010. Shape at the crossroads: homoplasy and history in the evolution of the carnivoran skull towards herbivory. *J Evol Biol.* 23:2579–2594.
- Feruglio E. 1949. Descripción Geológica de la Patagonia: Tomo 2. Buenos Aires: Dirección General de Yacimientos Petrolíferos Fiscales.
- Furque G y Camacho HH. 1972. El Cretácico Superior y terciario de la región austral del Lago Argentino (Provincia de Santa Cruz). Actas 4º Jornadas Geológicas Argentinas, 61–75. Buenos Aires.
- Flynn JJ, Wyss AR, Croft DA y Charrier R. 2003. The Tinguiririca fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal “Age.” *Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol.* 195:229–259.
- Forasiepi AM, Cerdeño E, Bond M, Schmidt GI, Naipauer M, Straehl FR, Martinelli AG, Garrido CG, Schmitz MD y Crowley JL. 2014. New toxodontid (Notoungulata) from Early Miocene of Mendoza, Argentina. *Palaontol Z.* doi: 10.1007/s12542-014-0233-5.
- Fortelius M y Solounias N. 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *Am Mus Novit.* 3301:1–36.
- Gabbert SL. 2004. The basicranial and posterior cranial anatomy of the families of Toxodontia. *Bull Am Mus Nat Hist.* 285:177–190.
- García-Lopez DA. 2011. Basicranial osteology of *Colbertia lumbreense* Bond 1981 (Mammalia: Notoungulata). *Ameghiniana* 48:3–12.
- García-López DA y Powell J. 2011. *Griphotherion peiranoi*, gen. et sp. nov., a new Eocene Notoungulata (Mammalia, Meridiungulata) from northwestern Argentina. *J Vertebr Paleontol.* 31:1117–1130.

- García-López DA, Babot J, González R y Scanferla A. 2017a. Cranial anatomy of an Eocene notoungulate mammal from northwestern Argentina with special reference on the ear region. *Hist Biol.* doi: 10.1080/08912963.2017.1326112.
- García-López DA, Deraco MV y del Papa CE. 2017b. Fossil mammals of the Quebrada de los Colorados Formation (late middle Eocene) at the locality of La Poma, Salta Province, Argentina. *Hist Biol.* doi: 10.1080/08912963.2017.1299150.
- Gaudin TJ. 2011. On the osteology of the auditory region and orbital wall in the extinct West Indian sloth genus *Neocnus* Arredonde, 1961 (Placentalia, Xenarthra, Megalonychidae). *Ann Carnegie Mus.* 80(1): 5–28.
- Gaudry A. 1906. Fossiles de Patagonie. Les attitudes de quelques animaux. *Annales de Paléontologie* 1:1–42.
- Gelfo JN. 2006. Los Didolodontidae (Mammalia: Ungulatomorpha) del Terciario Sudamericano. Sistemática, origen y evolución. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad de La Plata.
- Giannini NP y García-López DA. 2014. Ecomorphology of mammalian fossil lineages: Identifying morphotypes in a case study of endemic South American ungulates. *J Mamm Evol.* 21:195–212.
- Goin FJ, Gelfo JN, Chornogubsky L, Woodburne MO y Martin T. 2012. Origins, Radiations, and Distribution of South American Mammals: from Greenhouse to Icehouse Worlds. En: *Bones, clones, and biomes: an 80-million year history of Recent Neotropical mammals*, Patterson BD y Costa LP (editores). Chicago: University of Chicago Press. pp. 20–50.
- Goloboff PA, Farris JS y Nixon KC. 2003. T.N.T. Tree Analysis Using New Technology. Disponible en <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>.
- Goloboff PA, Farris JS y Nixon KC. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774–786.
- Goloboff PA y Catalano S. 2016. TNT versión 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*. doi: 10.1111/cla.12160.
- Gordon IJ e Illius AW. 1988. Incisor arcade structure and diet selection in ruminants. *Funct Ecol.* 2:15–22.
- Gould SJ. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol Rev.* 41:587–640.
- Henning W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: Deutscher Centralverlag.

- Hennig W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana: University of Illinois Press.
- Herbst R y Álvarez BB. 1972. Nota sobre dos los Toxodontes (Toxontidae, Notoungulata) del Cuaternario de Corrientes, Argentina. *Ameghiniana* 9:149–158.
- Hernández Del Pino S, Seoane FD y Cerdeño, E. 2017. New postcranial remains of large toxodontian notoungulates from the late Oligocene of Mendoza, Argentina and their systematic implications. *Acta Palaeontol Pol.* 62(1):195–210.
- Hitz RB, Reguero MA, Wyss AR y Flynn JJ. 2000. New interatheriines (Interatheriidae, Notoungulata) from the Paleogene of central Chile and southern Argentina. *Fieldiana: Geology, new series* 42:1–26.
- Janis CM. 1988. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preference. En: *Teeth revisited: Proceedings of the VII International Symposium on dental morphology*, Russell DE, Santoro JP y Sigoneau-Russell D (editores). Paris: *Memoires du Museum national d'Histoire naturelle (serie C)*. pp. 367–387.
- Janis CM. 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. En: *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*, Damuth J y MacFadden BJ (editores). Cambridge, UK: Cambridge University Press. pp. 255–299.
- Janis CM. 1995. Correlations between craniodental morphology and feeding behavior in ungulates: reciprocal illumination between living and fossil taxa. En: *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*, Thomason JJ (editor). Cambridge: Cambridge University Press. pp. 76–98.
- Janis CM. 2008. An evolutionary history of browsing and grazing ungulates. En: *The ecology of Browsing and grazing*. *Ecological Studies* 195, Gordon IJ, Prins HHT (editores). Heidelberg: Springer. pp 21–45.
- Janis C y Ehrhardt D. 1988. Correlation of relative muzzle width and relative incisor width with dietary preference in ungulates. *Zool J Linn Soc.* 92:267–284.
- Janis CM y Fortelius M. 1988. On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biol Rev* 63:197–230.
- Janis CM, Damuth J y Theodor JM. 2002. The origins and evolution of the North American grassland biome: the story from the hooved mammals. *Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol.* 177:183–198.

- Jerison HJ. 1973. *Evolution of the Brain and Intelligence*. New York: Academic Press.
- Kay RF, MacFadden BJ, Madden RH, Anaya F y Farrar E. 1995. New radiometric dates confirm late Oligocene age of Deseadan Salla Beds, Bolivia and oldest known South American primate. *J Vertebr Paleontol.* 15 Suplemento Resúmenes: 38A.
- Kay RF, Madden RH, Cifelli RL y Flynn JJ. 1997. *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Kay RF, MacFadden BJ, Madden RH, Sandeman H y Anaya F. 1998. Revised age of the Salla beds, Bolivia, and its bearing on the age of the Deseadan South American Land Mammal "Age". *J Vertebr Paleontol.* 18:189–199.
- Kay RF, Madden RH, Vucetich MG, Carlini AA, Mazzoni MM, Ré GH, Heizler M y Sandeman H. 1999. Revised geochronology of the Casamayoran South American Land Mammal Age: Climatic and biotic implications. *Proc Natl Acad Sci U S A* 96:13235–13240.
- Klingenberg CP. 1996. Multivariate allometry. En: *Advances in morphometrics*, Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP y Slice DE (editores). New York: Plenum Press. p. 23–49.
- Klingenberg CP. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour.* 11:353–357.
- Klingenberg CP y Gidaszewski NA. 2010. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Syst Biol.* 59:245–261.
- Klingenberg CP y Marugán-Lobón J. 2013. Evolutionary Covariation in Geometric Morphometric Data: Analyzing Integration, Modularity, and Allometry in a Phylogenetic Context. *Syst Biol.* 62(4):591–610.
- Klingenberg CP, Duttke S, Whelan S y Kim M. 2012. Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis of morphometric integration in the shape of compound leaves. *J Evol Biol.* 25:115–129.
- Kramarz AG, Vucetich MG, Carlini AA, Ciancio MR, Abello MA, Deschamps CM y Gelfo JN. 2010. A new mammal fauna at the top of the Gran Barranca sequence and its biochronological significance. En: *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, Madden RH, Carlini AA, Vucetich MG y Kay RF (editores). Cambridge: Cambridge University Press. pp. 182–192.

- Kramarz AG, Bond M y Forasiepi AM. 2011. New remains of *Astraponotus* (Mammalia, Astrapotheria) and considerations on the astrapothere cranial evolution. *Paläontol. Z.* 85:185–200.
- Lema H, Busteros A y Franchi M. 2001. Hoja Geológica 4466 II y IV Camarones, Provincia del Chubut. *Boletín del Instituto de Geología y Recursos Minerales* 261:1–60.
- Lima MR, Salard-Cheboldaef M y Suguio, K. 1985. Etude palynologique de la Formation Tremembé, Tertiaire du Bassin de Taubaté, (Etat de São Paulo, Bresil), d'après les échantillons du sondage No 42 du CNP. *Coletiva de Trabalhos Paleontológicos, Serie Geológica* 27(2):379–393.
- Linnaeus C. 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. 10<sup>th</sup> edition, revised. Stockholm: Laurentii Salvii.
- Loomis FB. 1914. *The Deseado Formation of Patagonia*. Concord: The Rumford Press.
- López GM. 1997. Paleogene faunal assemblage from Antofagasta de la Sierra (Catamarca Province, Argentina). *Paleovertebrata* 26:61–81.
- López GM, Ribeiro AM y Bond M. 2010. The Notohippidae (Mammalia, Notoungulata) from Gran Barranca: preliminary considerations. En: *The Paleontology of Gran Barranca*, Madden RH, Carlini AA, Vucetich MG y Kay RF (editores). New York: Cambridge University Press. pp. 143–151.
- MacFadden BJ, Campbell KE Jr, Cifelli RL, Siles O, Johnson NM, Naeser CW y Zeitler PK. 1985. Magnetic polarity stratigraphy and mammalian fauna of the Deseadan (Late Oligocene–Early Miocene) Salla beds of northern Bolivia. *J Geol.* 93:223–250.
- Macrini TE, Flynn JJ, Croft DA y Wyss AR. 2010. Inner ear of a notoungulate placental mammal: anatomical description and examination of potentially phylogenetically informative characters. *J Anat.* 233:442–461.
- MacPhee RDE. 2014. The Serrialis Bone, Interparietals, “X” Elements, Entotympanics, and the Composition of the Notoungulate Caudal Cranium. *Bull Am Mus Nat Hist.* 384:1–69.
- Madden RH. 1990. *Miocene Toxodontidae (Notoungulata, Mammalia) from Colombia, Ecuador, and Chile*. Tesis Doctoral. Duke University. Durham.
- Madden RH. 2014. *Hypsodonty in Mammals. Evolution, Geomorphology, and the Role of Earth Surface Processes*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Madden RH, Bellosi E, Carlini AA, Heizler M, Vilas JJ, Ré GH, Kay RF y Vucetich MG. 2005. Geochronology of the Sarmiento Formation at Gran Barranca and elsewhere in Patagonia: calibrating middle Cenozoic mammal evolution in South America. *Actas 16° Cong. Geol. Arg., La Plata* 4, 411–412.
- Madden RH, Carlini AA, Vucetich MG y Kay RF (editores). 2010. The paleontology of Gran Barranca: evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia. Cambridge: Cambridge University Press.
- Maddison WP y Maddison DR. 2010. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.73 <http://mesquiteproject.org>.
- Marani HA y Dozo MT. 2005. Nuevos ejemplares de Rhynchippinae (Notoungulata, Notohippidae) de Edad Deseadense (Oligoceno tardío) del Chubut (Argentina): Sistemática y filogenia. *Ameghiniana* 42 Suplemento Resúmenes: 73R.
- Marani HA y Dozo MT. 2008. El cráneo más completo de *Eurygenium latirostris* Ameghino, 1895 (Mammalia, Notoungulata), un Notohippidae del Deseadense (Oligoceno Tardío) de la Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 45:619–626.
- Marshall LG y Pascual R. 1977. Nuevos marsupiales Caenolestidae del 'Piso Notohippidense' (SO de Santa Cruz, Patagonia) de Ameghino. Sus aportaciones a la cronología y evolución de las comunidades de mamíferos sudamericanos. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata* Lorenzo Scaglia 2(4):91–122.
- Marshall LG, Hoffstetter R y Pascual R. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire* 1–93.
- Mead JG y Fordyce RE. 2009. The therian skull: a lexicon with emphasis on the odontocetes. *Smithson Contrib to Zool.* 627:1–249.
- Mendoza M y Palmqvist P. 2008. Hypsodonty in ungulates: an adaptation for grass consumption or for foraging in open habitat?. *J Zool.* 274:134–142.
- Mendoza M, Janis CM y Palmqvist P. 2002. Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. *J Zool.* 258:223–246.
- Mendoza M, Janis CM y Palmqvist P. 2005: Ecological patterns in the trophic-size structure of large mammal communities: a 'taxon-free' characterization. *Evolutionary Ecology Research* 7:505–530.

- Mendoza M, Janis C y Palmqvist P. 2006. Estimating the body mass of extinct ungulates: a study on the use of multiple regression. *J Zool.* 270:90–101.
- Meng J y Fox RC. 1995. Osseous inner ear structures and hearing in early marsupials and placentals. *Zool J Linn Soc.* 115:47–71.
- Meng J, Hu Y y Li C. 2003. The osteology of *Rhombomylus* (Mammalia, Glires): implications for phylogeny and evolution of glires. *Bull Am Mus Nat Hist.* 275:1–247.
- Melo DJ, Bergqvist LP y Alvarenga HMF. 2007. Considerações paleoecológicas sobre os Notoungulados da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté (São Paulo, Brasil) *Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ.* n.1, v. 30, p. 77–82.
- Miño Boilini AR, Cerdeño E y Bond M. 2006. Revisión del género *Toxodon* Owen, 1837 (Notoungulata: Toxodontidae) en el Pleistoceno de las provincias de Corrientes, Chaco y Santa Fe, Argentina. *Rev Esp Paleontol.* 21:93–103.
- Mosimann JE. 1970. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *J Am Stat Assoc.* 65:930–945.
- Muchlinski, MN. 2008. The relationship Between the Infraorbital Foramen, Infraorbital Nerve, and Maxillary Mechanoreception: Implications for Interpreting the Paleoecology of Fossil Mammals Based on Infraorbital Foramen Size. *Anat Rec.* 291:1221–1226.
- Muizon CD, Billet G, Argot C, Ladevèze S y Goussard F. 2015. *Alcidedorbignya inopinata*, a basal pantodont (Placentalia, Mammalia) from the early Palaeocene of Bolivia: anatomy, phylogeny and palaeobiology. *Geodiversitas* 37(4):397–634.
- Nasif NL, Musalem S y Cerdeño E. 2000. A new toxodonte from the late Miocene of Catamarca, Argentina, and a phylogenetic analysis of the Toxodontidae. *J Vertebr Paleontol.* 20:591–600.
- Nomina Anatomica Veterinaria (5th ed.). 2012. Online resource ([http://www.wava-amav.org/nav\\_nev.htm](http://www.wava-amav.org/nav_nev.htm)).
- Novacek MJ. 1986. The skull of leptictid insectivorans and the higher-level classification of eutherian mammals. *Bull Am Mus Nat Hist.* 183:1–112.
- O’Leary MA. 2010. An anatomical and phylogenetic study of the osteology of the petrosal of extinct artiodactylans (Mammalia) and relatives. *Bull Am Mus Nat Hist.* 335:1–206.

- Ortiz-Jaureguizar, E. 1986. Evolución de las Comunidades de Mamíferos Cenozoicos Sudamericanos: Un Estudio Basado en Técnicas de Análisis Multivariado. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza, Actas 2:191–207.
- Osborn HF. 1910. The Age of Mammals in Europe, Asia and North America. New York: The Macmillan Company.
- Owen R. 1837. A description of the cranium of the *Toxodon platensis*, a gigantic extinct mammiferous species, referrible by its dentition to the rodentia, but with affinities to the pachydermata and the herbivorous Cetacea. Proc Geol Soc Lond. 2:541–542.
- Owen R. 1853. Description of some species of the extinct genus *Nesodon*, with remarks on the primary group (Toxodontia) of the hoofed quadrupeds to which that genus is referable. Philos Trans R Soc Lond. 143:291–309.
- Pascual R y Odreman Rivas, O. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diestróficos. Congreso Geológico Argentino, No. 5, Actas 3:293–338.
- Pascual R y Ortiz-Jaureguizar E. 1990. Evolutionary Pattern of Land Mammal Faunas During the Late Cretaceous and Paleocene in South America: A Comparison with the North American Pattern. Ann Zool Fennici. 28:245–52.
- Pascual R y Ortiz-Jaureguizar E. 2007. The Gondwanan and South American Episodes: Two Major and Unrelated Moments in the History of the South American Mammals. J Mammal Evol. 14:75–137.
- Pascual R, Hinojosa E, Gondar D y Tonni E. 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, La Plata 6:165–193.
- Pascual R, Bond M y Vucetich MG. 1981. El Subgrupo Santa Bárbara (Grupo Salta) y sus vertebrados, cronología, paleoambientes y paleobiogeografía. 8º Congreso Geológico Argentino, Actas 3: 743–758.
- Pascual R, Vucetich MG, Scillato-Yané, GJ y Bond M. 1985. Main Pathways of Mammalian Diversification in South America. En: The Great American Biotic Interchange (Topics in Geobiology, Vol. 4), Stehli FG y Webb SD (editores). New York: Plenum Press. pp. 219–247.

- Pascual R, Archer M, Ortiz-Jaureguizar E, Prado JL, Godhelp H y Hand SJ. 1992. First Discovery of Monotremes in South America. *Nature* 356:704–5.
- Pascual R, Ortiz-Jaureguizar E y Prado JL. 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. En: *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*, Arratia G (editor). Munich: Münchner Geowissenschaften Abh. 30:265–319.
- Pascual R, Carlini AA, Bond M y Goin FJ. 2002. Mamíferos cenozoicos. En: *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz*, Haller MJ (editor). Congreso Geológico Argentino, No. 15, Relatorio:533–544.
- Pasquali RC, Bond M y Tonni EP. 2011. La cambiante clasificación de *Toxodon* Owen 1837. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 68(3): 431–435.
- Patterson B. 1932. The auditory region of the Toxodontia. *Geological Series of Field Museum of Natural History* 6:1–27.
- Patterson B. 1934. The auditory region of an upper Pliocene typotherid. *Geological Series of Field Museum of Natural History* 6:83–89.
- Patterson B. 1935. A new *Argyrohippus* from the Deseado beds of Patagonia. *Geological Series of the Field Museum of Natural History* 6:161–166.
- Patterson B. 1936. The internal structure of the ear in some notoungulates. *Geological Series of Field Museum of Natural History* 7:199–227.
- Patterson B. 1952 (inérito). Catálogo de los mamíferos del Deseadiano y el Colhuehuapiano. Manuscrito no publicado sobre los archivos de sección Paleontología Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires.
- Patterson B. 1977. A primitive pyrothere (Mammalia, Notoungulata) from the early Tertiary of northwestern Venezuela. *Fieldiana Geol.* 33:397–422.
- Patterson B y Marshall LG. 1978. The Deseadan, early Oligocene, Marsupialia of South America. *Fieldiana Geol* 41:37–100.
- Perez SI, Klaczko J, Rocatti G y dos Reis SF. 2011. Patterns of cranial shape diversification during the phylogenetic branching process of New World monkeys (Primates: Platyrrhini). *J Evol Biol.* 24:1826–1835.
- Pérez-Barberia FJ y Gordon IJ. 2001. Relationships between oral morphology and feeding style in the Ungulata: a phylogenetically controlled evaluation. *Proc R Soc Lond B.* 268:1023–1032.

- Peters RH. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge: Cambridge University Press.
- Pol D y Escapa IH. 2009. Unstable taxa in cladistic analysis: identification and the assessment of relevant characters. *Cladistics* 25:515–527.
- Radinsky L. 1981. Brain evolution in extinct South American ungulates. *Brain Behav Evol* 18:169–187.
- Radinsky LB. 1987. The evolution of vertebrate design. Chicago: University of Chicago Press.
- Ré G, Bellosi ES, Heizler M, Vilas JM, Madden RH, Carlini AA, Kay RF y Vucetich MG. 2010. A geochronology for the Sarmiento Formation at Gran Barranca. En: The paleontology of Gran Barranca: evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia, Madden RH, Carlini AA, Vucetich MG y Kay RF (editores). New York: Cambridge University Press. pp. 46–58.
- Reguero MA. 1999. El problema de las relaciones sistemáticas y filogenéticas de los Typotheria y Hegetotheria (Mammalia, Notoungulata): análisis de los taxones de Patagonia de la edad-mamífero Deseadense (Oligoceno). Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Reguero MA y Escribano V. 1996. *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, 1889 (Notoungulata, Mesotheridae) de la edad Deseadense (Oligoceno superior-Mioceno inferior) de Argentina y Bolivia. *Naturalia Patagónica, Ciencias de la Tierra* 4:43–71.
- Reguero MA y Prevosti FJ. 2010. Rodent-like notoungulates: Typotheria. Phylogeny and Systematic. En: The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia, R Madden, Carlini AA, Vucetich MG y Kay R (editores). Cambridge: Cambridge University Press. pp. 148–165.
- Reguero MA, Bond M y López G. 1996. *Campanorco inauguralis* (Typotheria, Notoungulata): an approach to the phylogeny of the Typotheria. *J Vertebr Paleontol.* 16 Suplemento Resúmenes, 59A.
- Reguero MA, Croft DA, Flynn JJ y Wyss AR. 2003a. Small archaeohyracids (Typotheria, Notoungulata) from Chubut Province, Argentina, and Central Chile: Implications for trans-Andean temporal correlation. *Fieldiana, Geology* 48:1–17.

- Reguero MA, Ubilla M y Perea D. 2003b. A new species of *Eopachyrucos* (Mammalia, Notoungulata, Interatheriidae) from the Late Oligocene of Uruguay. *J Vertebr Paleontol.* 23:445–457.
- Ribeiro AM. 1994. Leontinideos e Notohipideos (Toxodontia, Notoungulata) da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil. Tesis de Maestría. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Ribeiro AM y Bond M. 1999. Novos materiais de *Notohippus toxodotitoides* Ameghino, 1891 (Notohippidae, Notoungulata) do "Piso Notohipidense", SW da provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 36(4) Suplemento Resúmenes, 24R.
- Rice CG. 1990. Tahrs (Genus *Hemitragus*). En: Grzimek's Encyclopedia of Mammals, Parker SP (editor). New York: McGraw-Hill. pp. 542–544.
- Riggs ES. 1937. Mounted skeleton of *Homalodotherium*. *Fieldiana: Geological Series, Field Museum of Natural History* 6(17):233–43.
- Rohlf FJ y Slice DE. 1990. Extensions of Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool.* 39:40–59.
- Rohlf FJ. 2001. Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. *Evolution* 55:2143–2160.
- Roth S. 1902. Notas sobre algunos nuevos mamíferos fósiles. *Revista Museo de La Plata* 10: 251–256.
- Roth S. 1903. Los ungulados sudamericanos. *Anales del Museo de La Plata, Sección Paleontología* 5:1–36.
- Roth VL. 1990. Insular dwarf elephants: a case study in body mass estimation and ecological inference. En: *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*, Damuth J y MacFadden BJ (editores). Cambridge: Cambridge University Press. pp. 151–205.
- Scarano AC, Carlini AA y Illius AW. 2011. Interatheriidae (Typotheria: Notoungulata), body size and paleoecology characterization. *Mamm Biol.* 76:109–114.
- Scillato-Yané GJ, Tonni EP, Carlini AA y Noriega JI. 1998. Nuevos Hallazgos de Mamíferos del Cuaternario en el Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos Bioestratigráficos, Paleoambiental y Paleozoogeográficos. X Congreso Latinoamericano de Geología y VI Congreso Nacional de Geología Económica, Actas I:263–268.

- Sciutto JC, Césari O, Escribano V y Pezzuchi H. 2000. Hoja Geológica 4566 II Comodoro Rivadavia, Provincia del Chubut. Boletín del Instituto de Geología y Recursos Minerales, SEGEMAR 244:1–53.
- Schlosser, M. 1923. Mammalia. En: K. A. von Zittel, Grundziige der Paläontologie, neu bearbeitet, Broili F y Schlosser M (editores). Munich: M. R. Oldenbourg. pp. 402–689.
- Scott KM. 1990. Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. En: Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications, Damuth J y MacFadden BJ (editores). Cambridge: Cambridge University Press. pp. 301–335.
- Scott W. B. 1903. Mammalia of the Santa Cruz beds. Part I. Edentata. En: Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896-1899, Scott WB (editor). Vol. 5, Paleontology 2. Princeton: Princeton University Press.
- Scott WB. 1904. Mammalia of the Santa Cruz beds. Part I. Edentata. En: Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896-1899, Scott WB (editor). Vol. 5, Paleontology 2. Princeton: Princeton University Press. pp. 227–364.
- Scott WB. 1912. Mammalian of the Santa Cruz Beds. Part 2, Toxodonta. En: Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899, Scott WB (editor). Stuttgart: E. Schweizerbartsche Verlagshandlung. pp. 111–238.
- Scott WB. 1913. A history of land mammals in the western hemisphere. New York. The Macmillan Company.
- Shockey BJ. 1997. Two new notoungulates (Family Notohippidae) from the Salla Beds of Bolivia (Deseadan: late Oligocene): systematic and functional morphology. J Vertebr Paleontol. 17:584–599.
- Shockey BJ y Flynn JJ. 2007. Morphological diversity in the postcranial skeleton of Casamayoran (?middle to late Eocene) Notoungulata and foot posture in notoungulates. Am Mus Novit. 3601: 1–26.
- Shockey BJ y Anaya F. 2008. Postcranial osteology of mammals from Salla, Bolivia (late Oligocene): form, function, and phylogenetic implications. En Sargis EJ Dagosto M, (editores). Mammal Evolutionary Morphology: A Tribute to Frederick S. Szalay. New York: Springer Science-Business Media B.V. pp. 135–157.

- Shockey BJ, Salas R, Quispe R, Flores A, Sargis EJ, Acosta J, Pino A, Jarica NJ y Urbina M. 2006. Discovery of Deseadan fossils in the upper Moquegua Formation (late Oligocene–? early Miocene) of southern Perú. *J Vertebr Paleontol.* 26:205–208.
- Shockey BJ, Salas Gismondi R, Gans P, Jeong A y Flynn JJ. 2009. Paleontology and geochronology of the Deseadan (late Oligocene) of Moquegua, Perú. *Am Mus Novit.* 3668:1–24.
- Shockey BJ, Flynn JJ, Croft DA, Gans P y Wyss AR. 2012. New leontiniid Notoungulata (Mammalia) from Chile and Argentina: comparative anatomy, character analysis, and phylogenetic hypotheses. *Am Mus Novit.* 3737:1–64.
- Simpson GG. 1932. Skulls and brains of some mammals from the *Notostylops* Beds of Patagonia. *Am Mus Novit.* 578:1–11.
- Simpson GG. 1934. Provisional classification of extinct south American hoofed mammals. *Am Mus Novit.* 750:1–21.
- Simpson GG. 1936. Structure of a primitive notoungulate cranium. *Am Mus Novit.* 824:1–31.
- Simpson GG. 1945. The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull Am Mus Nat Hist.* 85:350.
- Simpson GG. 1948. The beginning of the age of mammals in South America, Part 1. *Bull Am Mus Nat Hist.* 91:1–232.
- Simpson GG. 1950. History of the Fauna of Latin America. *American Scientist* 38:361–89.
- Simpson GG. 1967a. The beginning of the age of mammals in South America, Part 2. *Bull Am Mus Nat Hist.* 137:1–260.
- Simpson GG. 1967b. The Ameghino's localities for Early Cenozoic Mammals in Patagonia. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University* 136:63–76.
- Slice DE. 2007. Geometric morphometrics. *Ann Rev Anthropol* 36:261–281.
- Solounias N y Moelleken SMC. 1992a. Tooth microwear analysis of *Eotragus sansaniensis* (Mammalia: Ruminantia), one of the oldest known bovids. *J Vertebr Paleontol.* 12:113–121.
- Solounias N y Moelleken SMC. 1992b. Dietary adaptation of two goat ancestors and evolutionary considerations. *Geobios* 6:797–809.

- Solounias N y Moelleken SMC. 1993a. Determination of dietary adaptations of extinct ruminants through premaxillary analysis. *J Mammal.* 74:1059–1074.
- Solounias N y Moelleken SMC. 1993b. Determination of dietary adaptation in an archaic antelope through tooth microwear and premaxillary analysis. *Lethaia* 26:261–268.
- Solounias N y Moelleken SMC. 1994. Dietary differences between two archaic ruminant species from Sansan, France. *Hist Biol.* 7:203–220.
- Solounias N y Semprebon G. 2002. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *Am Mus Novit.* 3366:1–49.
- Soria MF y Alvarenga H. 1989. Nuevos restos de mamíferos de la Cuenca de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil. *Anais Académia Brasileira de Ciências* 61:157–175.
- Spalletti L y Mazzoni M. 1977. Sedimentología del Grupo Sarmiento en el Perfil Ubicado al Sudeste del Lago Colhue Huapi, Provincia de Chubut. *Obra del Centenario del Museo de La Plata Tomo IV*:261–283.
- Stallings JR. 1984. Notes on feeding habits of *Mazama gouazoubira* in the Chaco Boreal of Paraguay. *Biotropica* 16:155–157.
- Strömberg CAE, Dunn RE, Madden RH, Kohn MJ y Carlini AA. 2013. Decoupling the spread of grasslands from the evolution of grazer-type herbivores in South America. *Nat Commun.* 4:1478. doi: 10.1038/ncomms2508.
- Teaford MF. 1988. A review of dental microwear and diet in modern mammals. *Scanning Microscopy* 2:1149–116.
- Tosdal RM, Farrar E y Clark AH. 1981. K-Ar geochronology of the Late Cenozoic volcanic rocks of the Cordillera Occidental, southernmost Peru. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 10:157–173.
- Thenius, E. 1989. Zähne und Gebiß der Saugëtiere. En: *Handbook of zoology, vol. VIII, Mammalia, part 56*, Niethammer J, Schliemann H y Starck D (editores). Berlin: Walter de Gruyter.
- Ubilla M. 2004. La Formación Fray Bentos (Oligoceno tardío) y los mamíferos más antiguos de Uruguay. En: *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales: Cenozoico*, Veroslavsky G, Ubilla M y Martínez S (editores). Montevideo: D.I.R.A.C. pp. 83–124.
- Ubilla M, Perea D y Bond M. 1999. Two new records of Notoungulates (Isotemnidae; Oldfieldthomasiidae n. g., n. sp.) from Fray Bentos Fm. (Deseadan Salma,

- Oligocene) in the Santa Lucia Basin, Uruguay. Congreso Internacional Evolución Neotropical del Cenozoico (La Paz), Resúmenes.
- Van Valen L. 1960. A functional index of hypsodonty. *Evolution* 14, 531–532.
- Vera, B. 2012. Postcranial morphology of *Notopithecus* Ameghino, 1897 (Notoungulata, Interatheriidae) from the middle Eocene of Patagonia, Argentina. *J Vertebr Paleontol.* 32(5):1135–1148.
- Villarroel C y Marshall LG. 1982. Geology of the Deseadan (early Oligocene) Age Estratos Salla in the Salla-Luribay Basin, Bolivia, with description of new Marsupialia. *Geobios, Mémoire Spécial* 6:201–211.
- Vizcaíno SF, Bargo MS, Kay RF y Milne N. 2006. The armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) of the Santa Cruz Formation (early–middle Miocene): an approach to their paleobiology. *Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol.* 237:255–269.
- Vizcaíno SF, Bargo MS y Fariña, RA. 2008. Form, function, and paleobiology in xenarthrans. En: *The biology of the Xenarthra*, Vizcaíno SF y Loughry WJ (editores). Gainesville: University Press of Florida. pp. 86–99.
- Vizcaíno SF, Bargo MS, Kay RF, Fariña RA, Di Giacomo M, Perry JMG, Prevosti FJ, Toledo N, Cassini GH y Fernicola JC. 2010. A baseline paleoecological study for the Santa Cruz Formation (late-early Miocene) at the Atlantic coast of Patagonia, Argentina. *Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol.* 29:507–519.
- Vizcaíno SF, Cassini GH y Toledo N. 2013. Forma y función en paleontología de vertebrados (Apunte de curso). Dictado en 2013, Anillaco, La rioja.
- Vucetich MG y Bond M. 1982. Los primeros Isotemnidae (Mammalia, Notoungulata) registrados en la Formación Lumbrera (Grupo Salta), del noroeste argentino. *Ameghiniana* 19:7–18.
- Waddell PJ, Okada N y Hasegawa M. 1999. Towards resolving the interordinal relationships of placental mammals. *Syst Biol.* 48:1–5.
- Walker A, Hoeck HN y Perez L. 1978. Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science* 201:908–910.
- Walsh SL. 1998. Fossil datum terms, paleobiological event terms, paleostratigraphy, chronostratigraphy, and the definition of Land Mammals 'Age' boundaries. *J Vertebr Paleontol.* 18(1):150–179.
- Welker F, Collins MJ, Thomas JA, Wadsley M, Brace S, Cappelini E, Turvey ST, Reguero MA, Gelfo JN, Kramarz A, Burgen J, Thomas-Oates J, Ashford DA, Ashton PD,

- Rowsell K, *et al.* 2015. Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates. *Nature*. doi: 10.1038/nature14249.
- Westbury M, Baleka S, Barlow A, Hartmann S, Paijmans JLA, Kramarz A, Forasiepi AM, Bond M, Gelfo JN, Reguero MA, López-Mendoza P, Taglioretti M, Scaglia F, Rinderknecht A, Jones W, *et al.* 2017. A mitogenomic timetree for Darwin's enigmatic South American mammal *Macrauchenia patachonica*. *Nat Commun.* 8:15951. doi: 10.1038/ncomms15951.
- Wible JR. 1987. The eutherian stapedial artery: character analysis and implications for superordinal relationships. *Zool J Linn Soc.* 91:107–135.
- Wible JR. 1990. Late Cretaceous marsupial petrosal bones from North America and the cladistic analysis of the petrosal in therian mammals. *J Vertebr Paleontol.* 10:183–205.
- Wible JR. 2008. On the cranial osteology of the hispaniolan solenodon, *Solenodus paradoxus* Brandt, 1833 (Mammalia, Lipotyphla, Solenodontidae). *Ann Carnegie Mus.* 77:321–402.
- Wible JR. 2009. The Ear Region of the Pen-tailed Treeshrew, *Ptilocercus lowii* Gray, 1848 (Placentalia, Scandentia, Ptilocercidae). *J Mammal Evol.* 16:199–233.
- Wible JR y Rougier GW. 2000. Cranial anatomy of *Kryptobaatar dashzevegi* (Mammalia, Multituberculata), and its bearing on the evolution of mammalian characters. *Bull Am Mus Nat Hist.* 247:1–124.
- Wible JR y Gaudin TJ. 2004. On the cranial osteology of the yellow armadillo *Euphractus sexcinctus* (Dasypodidae, Xenarthra, Placentalia). *Ann Carnegie Mus.* 73:117–196.
- Wible JR, Novacek MJ y Rougier GW. 2004. New data on the skull and dentition in the Mongolian Late Cretaceous eutherian mammal *Zalambdalestes*. *Bull Am Mus Nat Hist.* 281:1–144.
- Wible JR, Rougier GW, Novacek MJ y Asher RJ. 2009. The eutherian mammal *Maelestes gobiensis* from the late Cretaceous of Mongolia and the Phylogeny of Cretaceous Eutheria. *Bull Am Mus Nat Hist.* 327:1–123.
- Williams SH y Kay RF. 2001. A comparative test of adaptive explanations for hypsodonty in ungulates and rodents. *J Mammal Evol.* 8(3):207–229.

- Wood AE y Patterson B. 1959. The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution. *Bulletin Museum of Comparative Zoology* 120:281–428.
- Wyss AR, Flynn JJ, Norell MA, Swisher CC, Novacek MJ, McKenna MC y Charrier R. 1994. Paleogene mammals from the Andes of central Chile: a preliminary taxonomic, biostratigraphic, and geochronologic assessment. *Am Mus Novit.* 3098:1–31.
- Wyss AR, Flynn JJ y Croft DA. 2005. New notoungulids (Notoungulata, Eutheria) from the central Chilean Andes. *J Vertebr Paleontol.* 25 Suplemento Resúmenes: 132A.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD y Fink WL. 2004. *Geometric morphometrics for biologists.* London: Elsevier Academic Press.
- Zucol AF, Brea M, Madden RH, Bellosi E, Carlini AA y Vucetich G. 2008. Análisis fitolítico del Miembro Colhué Huapí (Formación Sarmiento), Chubut, Argentina. En: *Fitolitos: Estado actual de sus conocimientos en América del Sur*, Zucol AF, Osterrieth M y Brea M (editores). Mar del Plata: Universidad Nacional de Mar del Plata. pp. 179–187.



# 10: APÉNDICES

## 10.1 - Listado de especímenes complementarios

A continuación se listan todos aquellos especímenes que no han sido asignados fehacientemente a nivel específico, por lo que no han sido mencionados en el hipodigma de cada especie.

<b>Taxon</b>	<b>Col.</b>	<b>Nº</b>	<b>Descripción</b>
<i>Pampahippus</i> sp.	MLP	79-XI-22-15	Porción posterior de rama mandibular derecha con talónido de m1 y m2-m3 completos en mal estado de preservación (extraviado)
<i>Eomorphippus</i> cf. <i>E. pasculai</i>	MPEF PV	1112	Fragmento mandíbula con m1-2
<i>Eomorphippus</i> n. sp. (Croft <i>et al.</i> , 2008)	SGOPV	3046	Porción rostral de un cráneo con la dentición superior completa, restos mandibulares fragmentarios y casi toda la dentición inferior
<i>Puelia</i> sp.	MLP	52-XI-4-129	M2?
<i>Puelia</i> cf. <i>P. plicata</i>	MLP	12-1524	Fragmento maxilar izquierdo con P1-M3
<i>Puelia</i> cf. <i>P. plicata</i>	MPEF PV	1010	Fragmento maxilar derecho con P2-M1
<i>Puelia</i> cf. <i>P. plicata</i>	MPEF PV	1587(B)	Premolar superior
<i>Puelia</i> cf. <i>P. plicata</i>	MPEF PV	1587(C)	P4?
<i>Puelia</i> cf. <i>P. coarctatus</i>	MPEF PV	1587(D)	P2?
<i>Puelia</i> cf. <i>P. coarctatus</i>	MPEF PV	1599	Fragmento de hemimandíbula izquierda con p2-m3
<i>Puelia</i> cf. <i>P. plicata</i>	MPEF PV	3167	Fragmento maxilar derecho con P2-M2
<i>Rhynchippus</i> sp.	AMNH FM	29618	Fragmento premaxilar con parte de la dentición
<i>Rhynchippus</i> cf. <i>R. equinus</i>	MACN A	5280	p4?, m2? y pequeño fragmento de hemimandíbula derecha
<i>Rhynchippus</i> cf. <i>R. equinus</i>	MACN A	5281	Fragmento de hemimandíbula izquierda con p4-m3
<i>Rhynchippus</i> cf. <i>R. equinus</i>	ACM	3028	Paladar bastante deteriorado con dentición casi completa pero extremadamente gastada
"Notohippidae" aff. <i>Rhynchippus pumilus</i>	AMNH FM	29555	Porción anterior de cráneo con parte de la dentición (P1-M3 izquierdo, P4-M2 derecho y parte de la dentición anterior bastante deteriorada). Paladar reconstruido, rostro y basicráneo muy deteriorado
<i>Rhynchippus</i> cf. <i>R. brasiliensis</i>	MNHN Bol V	003456	Paladar reconstruido con toda la dentición excepto I2, P1 y M3 derechos y P1-2 izquierdos
<i>Rhynchippus</i> cf. <i>R. brasiliensis</i>	MNHN Bol V	003457	Porción rostral del cráneo y mandíbula en oclusión, en un nódulo muy consolidado

<i>Rhynchippus</i> cf. <i>R. brasiliensis</i>	MNHN Bol V	003458	Porción rostral con I1-P3 derechos e izquierdos
<i>Rhynchippus</i> cf. <i>R. brasiliensis</i>	MNHN Bol V	003647	P2-M1 derechos
<i>Rhynchippus</i> cf. <i>R. brasiliensis</i>	UF	91927	Mandíbula con di1-2, dp2-4 y m1-2 izquierdos, y di1-2, dp3 y m2 derechos
<i>Rhynchippus</i> cf. <i>R. brasiliensis</i>	UF	149201	Fragmento de hemimandíbula izquierda con p2-m3
<i>Rhynchippus</i> cf. <i>R. brasiliensis</i>	UF	149202	Fragmento mandibular con i1-m3 izquierdos, i3-p3 derechos y porción distal del húmero derecho
<i>Rhynchippus</i> cf. <i>R. brasiliensis</i>	UF	149203	m2-3 izquierdos
<i>Rhynchippus</i> cf. <i>R. brasiliensis</i>	UF	149205	m1-2 derechos
<i>Rhynchippus</i> cf. <i>R. brasiliensis</i>	UF	149227	Porción distal del húmero izquierdo
<i>Eomorphippus</i> cf. <i>E. latirostris</i>	FMNH P	13282	Cráneo casi completo [falta arco cigomático izquierdo y gran parte del basicráneo] con P3-M3 derecho en buen estado y P2-M3 izquierdos muy deteriorados
<i>Mendozahippus</i> cf. <i>M. fierensis</i>	MCNA M PV	3846	Fragmento palatal con I1-M2 izquierdo, I1-P3 derecho, y pequeños fragmentos de nasales y maxilares
<i>Mendozahippus</i> cf. <i>M. fierensis</i>	FMNH P	13286	Cráneo muy reconstruido con raíz de I3, P2-M3 izquierdos y P2-M3 derechos
<i>Pascualihippus</i> sp.	UF	149219	P2-M2 derechos, i1 derecho e izquierdo y p2-3, m2-3 izquierdos asociados
<i>Pascualihippus</i> sp.	UF	149224	m2-3 derechos e izquierdos
<i>Argyrohippus</i> cf. <i>A. boulei</i>	MPEF PV	5388	Mandíbula con i1-c, p2-m3 derecho
<i>Argyrohippus</i> cf. <i>A. boulei</i>	FMNH P	13486	Fragmento de maxilar derecho con M1-3 (mencionado por Patterson [1935] como <i>A. praecox</i> )
<i>Argyrohippus</i> cf. <i>A. boulei</i>	MACN A	527	m1 y m2 aislados ( <i>C. scalpridens</i> de acuerdo a Ameghino)
<i>Argyrohippus</i> cf. <i>A. boulei</i>	MACN A	528	M2? Izquierdo
<i>Argyrohippus</i> cf. <i>A. boulei</i>	MACN A	529 (en parte)	M2 derecho
<i>Argyrohippus</i> cf. <i>A. praecox</i>	MACN A	521	Fragmento maxilar con M1-3 izquierdos, fragmento mandibular derecho con p4-m3, y fregmento anterior de la mandíbula (sífnisis) con raíces de I1-2 izquierdos y alveolos de incisivos, caninos y premolares ( <i>Coresodon scalpridens</i> de acuerdo a Ameghino)
	MACN A	526	Tres molares inferiores aislados ( <i>C. scalpridens</i> de acuerdo a Ameghino)
<i>Argyrohippus</i> sp.	MPEF PV	5922	m1 izquierdo y fragmento de P3/4? muy desgastados (no asociados)
<i>Argyrohippus</i> sp.	MPEF PV	7325	Molar inferior izquierdo
<i>Argyrohippus</i> sp.	MACN A	5286 bis	Astrágalo, calcáneo y trozos distales de tibia y fíbula
<i>Argyrohippus</i> sp.	MACN A	5211	Fragmento de hemimandíbula derecha y sífnisis de un juvenil con parte de la dentición (decidua) ( <i>C. scalpridens</i> de acuerdo a Ameghino, lectotipo de <i>C. scalpridens</i> de acuerdo a Patterson -inédito, 1952-)
<i>Argyrohippus</i> sp.	MLP	83-III-2-	Fragmento de hemimandíbula derecha con p4-m3 y

		11	parte de la rama ascendente
<i>Argyrohippus</i> sp.	FMNH P	13587	Hemimandíbula izquierda casi completa con toda la dentición y elementos postcraneanos asociados (catalogado como <i>A. fraterculus</i> )
<i>Argyrohippus</i> sp.	FMNH P	13475	p4-m2 izquierdos (paratipo <i>A. praecox</i> según Patterson)
<i>Argyrohippus</i> sp.	FMNH P	14697	m1-3 izquierdos (paratipo <i>A. praecox</i> según Patterson)
“Notohippidae” aff. <i>Argyrohippus</i> sp.	MACN A	5213	Fragmento de premaxilar con raíces de incisivos (hipodigma original de <i>A. boulei</i> )
“Notohippidae” aff. <i>Argyrohippus</i> sp.	MACN A	5215	I1 derecho e izquierdo
“Notohippidae” aff. <i>Argyrohippus</i> sp.	MACN A	5216	Incisivo superior
“Notohippidae” aff. <i>Argyrohippus</i> sp.	MACN A	5223	Cuatro incisivos superiores aislados
“Notohippidae” aff. <i>Argyrohippus</i> sp.	MACN A	524	Fragmento de maxilar derecho con P4? ( <i>C. scalpridens</i> de acuerdo a Ameghino)

## 10.2 - Tabla de medidas

Taxón: <i>Pampahippus arenalesi</i>				Nº colección: PVL 4192				Medidas craneanas (mm)								
1) 151.96	2) -	3) -	4) -	5) -	6) -	7) -	8) 71.43	9) -	10) -	11) -	12) -	13) 37.15	14) -			
15) -	16) -	17) -	18) -	19) -	20) -	21) -	22) -	23) -	24) -	25) -						
												Medidas mandibulares (mm)				
1) -	2) -	3) -	4) -	5) -	6) -	7) 32.25	8) -	9) -	10) -	11) -	12) -	13) -	14) -	15) -		
														Medidas dentarias (mm)		
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC								
P2	-	-	-	6.03	-	-	-	-								
P3	10.23	-	-	6.95	-	-	-	-								
P4	12.22	-	-	8.17	-	-	-	-								
M1	-	12.15	11.38		13.28	9.28	6.41	-								
M2	-	12.40	9.58		13.47	8.14	8.11	-								
M3	-	11.96	8.41		11.76	5.55	-	-								
Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL					
i1	-	-	i2	-	-	i3	3.21	3.34	c	4.59	3.39					
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE											
p2	7.74	5.33	-	-	-											
p3	9.04	6.93	-	-	-											
p4	11.07	7.36	-	-	-											
m1	12.43	7.00	4.18	8.59	7.90											
m2	14.10	7.78	3.75	10.30	7.53											
Taxón: <i>Pampahippus arenalesi</i>				Nº colección: MLP 77-V-3-5				Medidas mandibulares (mm)								
1) -	2) -	3) -	4) -	5) -	6) 94.43	7) -	8) 51.06	9) -	10) -	11) -	12) -	13) 13.74	14) 15.30	15) 21.56		
														Medidas dentarias (mm)		
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE											
p3	9.94	6.54	-	-	-											
p4	10.76	6.91	-	-	8.18											
m1	12.90	6.91	4.04	9.21	7.50											



M3	-	8,64	4,24	-	11,26	6,21	5,55	-
Taxón: <i>Puelia plicata</i>			Nº colección: MLP 12 1583			Medidas dentarias (mm)		
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC
P2	6,99	-	-	6,25	-	-	1,10	-
P3	7,79	-	-	6,07	-	-	1,80	-
P4	9,65	-	-	7,32	-	-	2,83	-
M1	-	10,03	6,91	-	9,12	7,22	4,36	-
Taxón: <i>Puelia</i> sp, cf. <i>P. plicata</i>			Nº colección: MPEF PV 3167			Medidas dentarias (mm)		
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC
P2	6,69	-	-	5,28	-	-	2,64	-
P3	8,25	-	-	6,00	-	-	2,45	-
P4	9,34	-	-	6,27	-	-	3,10	-
M1	-	10,00	7,68	-	9,09	6,80	5,54	-
M2	-	11,03	6,64	-	11,83	8,24	7,00	-
Taxón: <i>Puelia</i> sp			Nº colección: MPEF PV 1010			Medidas dentarias (mm)		
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC
P2	8,66	-	-	6,61	-	-	-	-
P3	9,21	-	-	6,80	-	-	-	-
P4	10,83	-	-	7,46	-	-	-	-
M1	-	11,77	3,75	10,80	-	-	4,64	-
Taxon) <i>Puelia coarctatus</i>			Nº colección: MPEF PV 1599			Medidas mandibulares (mm)		
1) -	2) -	3) -	4) -	5) -	6) 59,34	7) -	8) 38,67	
9) -	10) -	11) -	12) -	13) 14,30	14) 17,86	15) 20,32		
						Medidas dentarias (mm)		
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE			
m1	10,44	5,58			-			
m2	12,16	6,39	3,04	8,68	-			
m3	16,11	6,84	3,28	11,88	-			
Taxón: <i>Puelia coarctatus</i>			Nº colección: MLP 67-II-27-27			Medidas craneanas (mm)		
1) 166,16	2) 48,58	3) 22,10	4) 51,17	5) 55,95	6) 88,09	7) 22,43		
8) 76,34	9) 70,63	10) 60,55	11) 22,55	12) 22,30	13) 36,75	14) 19,81		
15) 27,78	16) 49,68	17) 55,76	18) 50,89	19) 31,72	20) 29,62	21) 42,00		
22) 37,47	23) 7,99	24) 17,9	25) 14,62					
						Medidas dentarias (mm)		
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC
I1	3,07	-	-	4,93	-	-	-	-
I2	3,14	-	-	5,55	-	-	-	-
I3	3,44	-	-	5,81	-	-	-	-
C	3,22	-	-	6,94	-	-	-	-
P1	4,52	-	-	4,47	-	-	-	-
P2	8,08	-	-	6,25	-	-	-	-
P3	8,56	-	-	6,39	-	-	1,02	-
P4	10,71	-	-	7,15	-	-	2,91	-
M1	-	10,64	-	-	10,65	-	-	-
M2	-	13,57	10,46	-	13,02	7,94	6,80	-
M3	-	11,86	8,36	-	12,41	6,97	6,95	-
Taxón: "Notohippidae" n. gen., n. sp.			Nº colección: MPEF PV 2578			Medidas craneanas (mm)		
1) -	2) -	3) -	4) -	5) -	6) -	7) -		
8) 144.13	9) 150.62	10) -	11) -	12) 41.97	13) 64.14	14) 32.21		
15) 37.97	16) 73.75	17) -	18) -	19) -	20) -	21) -		
22) -	23) -	24) -	25) -					
						Medidas mandibulares (mm)		
1) -	2) -	3) -	4) -	5) -	6) -	7) -	8) -	
9) -	10) -	11) -	12) -	13) 37.43	14) 39.64	15) 42.55		
						Medidas dentarias (mm)		
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC
I1	10.95	-	-	11.52	-	-	-	-
I2	11.86	-	-	13.69	-	-	-	-
I3	11.27	-	-	12.05	-	-	-	-
P1	10.07	-	-	7.37	-	-	-	-
P2	11.50	-	-	10.47	-	-	2.53	-
P3	17.02	-	-	12.06	-	-	4.74	-
P4	17.67	-	-	14.25	-	-	6.85	-

M1	-	21.78	17.87	-	17.33	14.03	13.80	-
M2	-	24.39	16.25	-	24.69	16.53	14.33	-
M3	-	22.23	10.58	-	28.42	14.99	-	-
Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL
i1		i2			i3		c	
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE			
p1	8.03	4.40	-	-	-			
p2	10.64	5.30	-	-	-			
p3	11.91	5.90	4.94	7.05	6.69			
p4	14.70	7.92	5.42	9.43	9.36			
m1	17.68	8.34	4.02	13.70	11.46			
m2	22.11	10.56	5.36	16.68	11.52			
m3	33.37	10.20	7.49	25.96	10.33			
Taxón: <i>Rhynchippus equinus</i>			Nº colección: MPEF PV 695			Medidas craneanas (mm)		
1) 219,00	2) 84,30	3) 27,17	4) 67,30	5) 77,14	6) 122,50	7) 37,35		
8) 118,61	9) 117,10	10) 96,51	11) 27,92	12) 61,69	13) 56,48	14) 26,09		
15) 39,63	16) 69,02	17) 88,33	18) 68,15	19) 44,25	20) 36,93	21) 48,84		
22) 42,20	23) 12,24	24) 21,43	25) 20,13					
						Medidas dentarias (mm)		
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC
I2	6,87	-	-	9,43	-	-	-	-
P1	9,53	-	-	8,00	-	-	3,33	-
P2	13,20	-	-	10,23	-	-	4,78	-
P3	14,41	-	-	10,77	-	-	6,53	-
P4	16,25	-	-	14,51	-	-	8,83	-
M1	-	17,76	15,10	-	19,31	15,12	13,92	2,78
M2	-	18,96	11,23	-	24,87	16,80	13,08	2,30
M3	-	16,35	9,68	-	19,50	9,38	9,87	-
Taxón: <i>Rhynchippus equinus</i>			Nº colección: FMNH P 13410			Medidas craneanas (mm)		
1) 273,35	2) 105,35	3) 33,08	4) 91,90	5) 97,09	6) 144,31	7) 45,48		
8) 143,46	9) 136,12	10) 122,04	11) 44,03	12) 46,35	13) 71,44	14) 34,51		
15) 47,49	16) 82,17	17) 92,53	18) 80,41	19) 54,70	20) 53,44	21) 78,72		
22) 64,85	23) 14,93	24) 33,33	25) 31,70					
						Medidas dentarias (mm)		
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC
I1	9,75	-	-	10,80	-	-	-	-
I2	10,01	-	-	10,56	-	-	-	-
I3	7,58	-	-	8,13	-	-	-	-
C	5,33	-	-	8,96	-	-	-	-
P1	6,93	-	-	8,90	-	-	-	-
P2	11,90	-	-	11,34	-	-	4,32	-
P3	12,92	-	-	11,41	-	-	5,82	-
P4	15,75	-	-	14,22	-	-	8,03	-
M1	-	18,77	15,81	-	19,23	16,66	12,68	2,60
M2	-	21,94	14,14	-	26,63	19,62	12,27	1,74
M3	-	19,72	9,41	-	28,11	16,02	13,21	-
Taxón: <i>Rhynchippus equinus</i>			Nº colección: MACN A 5231			Medidas craneanas (mm)		
1) -	2) -	3) -	4) -	5) -	6) -	7) -		
8) 133,94	9) -	10) -	11) -	12) 46,26	13) 67,13	14) -		
15) -	16) -	17) -	18) -	19) -	20) -	21) -		
22) -	23) -	24) -	25) -					
						Medidas mandibulares (mm)		
1) -	2) -	3) 17,91	4) 23,90	5) 33,66	6) 129,87	7) 41,64	8) 68,91	
9) -	10) -	11) -	12) -	13) 24,52	14) 27,72	15) -		
						Medidas dentarias (mm)		
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC
I1	9,35	-	-	8,29	-	-	-	-
I2	7,59	-	-	7,32	-	-	-	-
I3	6,14	-	-	7,62	-	-	-	-
C	5,98	-	-	8,49	-	-	-	-
P1	10,17	-	-	7,84	-	-	-	-
P2	14,82	-	-	11,35	-	-	6,12	-
P3	15,49	-	-	12,27	-	-	7,82	-
P4	18,12	-	-	13,43	-	-	8,70	-

M1	-	18,84	17,45	-	17,23	13,49	12,80	2,17
M2	-	24,36	-	-	24,10	-	16,79	-
M3	-	21,68	11,43	-	28,54	14,14	16,17	-
Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL
i1	3,98	6,34	i2	4,63	5,22	i3	8,47	5,16
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE			
p1	7,06	7,70	-	-	-	-	-	-
p2	9,59	8,21	-	-	-	-	-	-
p3	11,64	7,84	-	-	-	-	7,26	-
p4	14,36	8,28	4,68	8,29	8,39			
m1	18,31	9,16	4,46	11,79	10,20			
m2	20,23	10,82	5,06	14,26	10,99			
m3	31,98	9,88	7,52	24,21	11,37			
Taxón: <i>Rhynchippus pumilus</i>			Nº colección: MACN A 52-61			Medidas craneanas (mm)		
1) 156.36	2) 43.26	3) -	4) -	5) -	6) -	7) -		
8) 94.06	9) -	10) -	11) 17.69	12) 21.92	13) 36.67	14) -		
15) -	16) -	17) 52.25	18) -	19) 29.73	20) 26.40	21) 31.43		
22) 31.80	23) 6.85	24) 16.12	25) 14.96					
Medidas dentarias (mm)								
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC
I2	5.07	-	-	7.29	-	-	-	-
I3	4.78	-	-	7.55	-	-	-	-
C	3.81	-	-	6.14	-	-	-	-
P1	6.81	-	-	5.00	-	-	-	-
P2	8.94	-	-	6.65	-	-	-	2.35
P3	9.48	-	-	7.75	-	-	-	3.30
P4	10.99	-	-	8.66	-	-	-	4.38
M1	-	13.12	9.25	-	11.29	9.41	-	7.27
M2	-	14.32	9.33	-	17.69	12.76	-	8.66
M3	-	13.85	6.65	-	16.52	11.34	-	7.89
Taxón: <i>Rhynchippus pumilus</i>			Nº colección: FMNH P 14691			Medidas mandibulares (mm)		
1) -	2) -	3) -	4) -	5) -	6) -	7) -	8) 37.72	
9) -	10) -	11) -	12) -	13) 15.40	14) 19.80	15) 23.44		
Medidas dentarias (mm)								
Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL
i1			i2			i3	c	
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE			
p2	6.17	4.01	-	-	-	-	-	-
p3	8.66	4.17	2.93	5.41	3.76			
p4	9.21	3.85	3.42	5.88	4.08			
m1	10.86	5.08	2.72	8.15	5.08			
m2	11.98	4.25	3.84	8.39	4.31			
m3	13.17	3.81	4.65	8.63	4.24			
Taxón: <i>Rhynchippus pumilus</i>			Nº colección: AMNH FM 29579			Medidas craneanas (mm)		
1) -	2) -	3) -	4) -	5) -	6) -	7) -		
8) -	9) -	10) -	11) -	12) -	13) 40.06	14) -		
15) -	16) -	17) -	18) -	19) -	20) -	21) -		
22) -	23) -	24) -	25) -					
Medidas mandibulares (mm)								
1) -	2) -	3) -	4) -	5) -	6) -	7) -	8) 37.52	
9) -	10) -	11) -	12) -	13) -	14) 23.62	15) 26.92		
Medidas dentarias (mm)								
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC
C	3.92	-	-	6.53	-	-	-	-
P1	-	-	-	5.15	-	-	-	-
P2	7.76	-	-	6.82	-	-	3.53	-
P3	7.96	-	-	-	-	-	-	-
P4	9.81	-	-	8.52	-	-	3.60	-
M1	-	11.14	8.84	-	10.50	9.20	7.56	-
M2	-	12.72	7.29	-	14.12	9.46	8.79	-
M3	-	10.97	5.91	-	14.12	6.70	6.00	-
Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL
i1	-	-	i2	-	-	i3	-	-
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE			

p2	5.64	2.84	-	-	-						
p3	5.99	3.98	2.79	4.06	3.82						
p4	8.60	3.61	-	4.38	4.62						
m1	9.64	4.46	3.05	6.95	5.22						
m2	11.59	4.72	3.07	7.96	5.07						
m3	16.33	4.73	4.20	12.18	4.46						
Taxón: "Notohippidae" aff. <i>R. pumilus</i>			Nº colección: AMNH FM 29555		Medidas dentarias (mm)						
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC			
I1	3.86	-	-	5.61	-	-	-	-			
I2	3.14	-	-	5.25	-	-	-	-			
P1	5.07	-	-	5.02	-	-	-	-			
P2	4.99	-	-	5.66	-	-	-	-			
P3	4.98	-	-	6.37	-	-	3.23	-			
P4	5.71	-	-	6.39	-	-	4.05	-			
M1	-	9.00	4.24	-	11.04	8.01	-	-			
M2	-	7.57	4.51	-	14.16	8.81	-	-			
Taxón: <i>Rhynchippus</i> cf. <i>R. brasiliensis</i>			Nº colección: MNHN Bol V 3456		Medidas craneanas (mm)						
1) -	2) -	3) -	4) -	5) -	6) -	7) -					
8) 93.16	9) -	10) -	11) -	12) 28.59	13) 45.99	14) 17.52					
15) 32.35	16) -	17) -	18) -	19) -	20) -	21) -					
22) -	23) -	24) -	25) -								
Medidas dentarias (mm)											
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC			
I1	5.20	-	-	7.55	-	-	-	-			
I2	6.58	-	-	7.88	-	-	-	-			
I3	4.56	-	-	8.04	-	-	-	-			
C	3.87	-	-	9.37	-	-	-	-			
P1	-	-	-	-	-	-	-	-			
P2	8.56	-	-	7.09	-	-	-	-			
P3	9.56	-	-	7.75	-	-	3.77	-			
P4	11.03	-	-	9.42	-	-	5.28	-			
M1	-	15.26	10.71	-	14.29	10.67	10.65	-			
M2	-	15.12	8.58	-	19.39	12.74	10.59	1.72			
Taxón: <i>Rhynchippus</i> cf. <i>R. brasiliensis</i>			Nº colección: UF 149201		Medidas mandibulares (mm)						
1) -	2) -	3) -	4) -	5) -	6) -	7) -	8) 43.41				
9) -	10) -	11) -	12) -	13) 13.02	14) 15.56	15) 19.59					
Medidas dentarias (mm)											
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE						
p2	7.04	4.85	-	-	-						
p3	7.16	4.13	-	-	-						
p4	8.64	4.18	3.50	5.56	4.43						
m1	11.19	5.24	2.87	7.98	6.00						
m2	13.10	5.68	4.11	8.99	5.75						
m3	18.29	4.50	4.32	13.76	4.48						
Taxón: <i>Rhynchippus brasiliensis</i>			Nº colección: DGM 1092-M		Medidas dentarias (mm)						
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE						
m2	-	-	-	10.92	6.45						
m3	19.65	5.00	5.48	13.45	5.44						
Taxón: <i>Morphippus imbricatus</i>			Nº colección: FMNH FM 13411		Medidas mandibulares (mm)						
1) 214.40	2) ~80	3) 17.95	4) 23.70	5) 50.74	6) 90.85	7) 30.08	8) 59.73				
9) 105.16	10) 90.77	11) 91.19	12) 204.61	13) 30.86	14) 33.62	15) 44.28					
Medidas dentarias (mm)											
Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL			
i1	6.33	3.29	i2	8.59	3.14	i3	8.48	3.72	Pieza	MD	LL
						c					
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE						
p3	9.59	6.77	-	-	-						
p4	12.54	6.96	4.86	7.66	6.87						
m1	14.95	-	4.22	10.73	8.57						
m2	19.95	-	6.78	13.16	7.32						
m3	24.67	6.31	6.94	17.34	5.62						
Taxón: <i>Morphippus imbricatus</i>			Nº colección: MACN A 52-76		Medidas mandibulares (mm)						
1) -	2) -	3) -	4) -	5) -	6) -	7) 40.83	8) 69.08				
9) -	10) -	11) -	12) -	13) 26.12	14) 31.03	15) 36.65					

								Medidas dentarias (mm)				
Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	
i1	6.81	2.65	i2	7.70	3.54	i3	8.62	4.05	c	11.09	3.78	
Pieza		MD	LL		Ltr	LTI		AE				
p1		12.95		7.30	-		-				-	
p2		9.11		7.27	-		-				-	
p3		10.32		8.44	-		-				7.01	
p4		12.75		6.73	4.17		5.87				7.72	
m1		16.54		8.16	3.81		12.39				8.90	
m2		20.25		8.57	6.71		13.95				8.16	
m3		31.28		7.69	6.20		25.97				6.41	
Taxón: <i>Eurygenium latirostris</i>				Nº colección: UNPSJB PV 60				Medidas craneanas (mm)				
1) -		2) 55.74		3) 41.25		4) 95.72		5) 88.20		6) 158.8		7) 34.26
8) 132.19		9) 123.16		10) -		11) 52.82		12) 37.93		13) 71.29		14) 33.25
15) 47.83		16) 77.63		17) 102.44		18) -		19) -		20) -		21) -
22) -		23) -		24) -		25) -						
								Medidas dentarias (mm)				
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC				
I1	6.52	-	-	10.84	-	-	-					-
I2	7.62	-	-	12.69	-	-	-					-
I3	7.74	-	-	12.45	-	-	-					-
C	7.44	-	-	11.80	-	-	-					-
P1	8.95	-	-	9.63	-	-	-					-
P2	12.04	-	-	10.84	-	-	-					-
P3	13.75	-	-	11.18	-	-	5.02					-
P4	15.15	-	-	11.65	-	-	5.99					-
M1	-	19.09	15.56	-	18.25	13.67	10.63					-
M2	-	18.21	11.83	-	27.76	17.80	12.29					-
M3	-	11.39	8.04	-	28.24	15.48	-					-
Taxón: <i>Eurygenium cf. E. latirostris</i>				Nº colección: FMNH P 13282				Medidas craneanas (mm)				
1) 195.95		2) -		3) -		4) -		5) -		6) 121.06		7) -
8) -		9) 109.35		10) -		11) -		12) 33.68		13) 59.51		14) 34.34
15) 49.00		16) 77.87		17) 79.12		18) -		19) -		20) -		21) -
22) -		23) -		24) -		25) -						
								Medidas dentarias (mm)				
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC				
P3	11.09	-	-	8.24	-	-	3.52					-
P4	12.98	-	-	9.00	-	-	4.31					-
M1	-	17.67	14.27	-	18.22	14.74	11.46					-
M2	-	14.80	8.60	-	22.45	16.45	11.48					-
M3	-	13.36	5.29	-	21.86	8.71	-					-
Taxón: <i>Eurygenium pacegnum</i>				Nº colección: YPM PU 20380				Medidas craneanas (mm)				
1) -		2) -		3) -		4) -		5) -		6) -		7) -
8) -		9) 115.17		10) -		11) -		12) 32.12		13) 60.45		14) 25.30
15) 37.85		16) 69.24		17) -		18) -		19) -		20) -		21) -
22) -		23) -		24) -		25) -						
								Medidas dentarias (mm)				
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC				
I1	8.69	-	-	8.04	-	-	-					-
I2	7.12	-	-	10.42	-	-	-					-
I3	6.91	-	-	9.62	-	-	-					-
C	5.37	-	-	9.29	-	-	-					-
P1	7.20	-	-	5.61	-	-	-					-
P2	9.74	-	-	7.96	-	-	1.19					-
P3	12.60	-	-	8.45	-	-	2.86					-
P4	15.51	-	-	10.35	-	-	4.65					-
M1	-	18.61	17.57	-	16.07	10.70	8.03					-
M2	-	21.13	14.59	-	24.25	17.15	12.60					-
M3	-	20.40	9.69	-	26.48	12.34	12.36					-
Taxón: <i>Eurygenium pacegnum</i>				Nº colección: MNHM Bol V 003643				Medidas craneanas (mm)				
1) -		2) -		3) -		4) -		5) -		6) -		7) -
8) -		9) 101.11		10) -		11) -		12) 29.52		13) 55.40		14) 20.32
15) 29.79		16) -		17) -		18) -		19) -		20) -		21) -

22) -	23) -	24) -	25) -						
Medidas dentarias (mm)									
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC	
I1	4.99	-	-	6.90	-	-	-	-	
I2	5.20	-	-	7.83	-	-	-	-	
I3	4.05	-	-	6.87	-	-	-	-	
C	2.79	-	-	7.54	-	-	-	-	
P1	5.62	-	-	5.07	-	-	-	-	
P2	8.72	-	-	7.45	-	-	-	-	
P3	8.77	-	-	7.16	-	-	4.46	-	
P4	11.03	-	-	7.90	-	-	5.44	-	
M1	-	15.28	10.41	-	15.70	10.49	10.66	-	
M2	-	16.50	8.60	-	21.12	15.16	-	-	
M3	-	9.55	5.71	-	21.47	6.45	-	-	
Taxón: <i>Eurygenium pacegnum</i>			Nº colección: MNHN Bol V 003645			Medidas mandibulares (mm)			
1) 144.76	2) 52.2	3) 11.65	4) 20.41	5) 33.65	6) 89.34	7) 25.13	8) 47.08		
9) -	10) -	11) -	12) -	13) -	14) -	15) -			
Medidas dentarias (mm)									
Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	
i1	3.15	2.85	i2	4.63	2.56	i3	6.49	3.05	
			c					7.69	
								2.57	
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE				
p1	4.44	4.31	-	-	-				
p2	6.46	5.98	-	-	-				
p3	5.98	5.90	-	-	-				
p4	8.27	6.02	2.96	4.83	6.74				
m1	11.25	6.54	1.83	9.08	7.90				
m2	13.77	8.28	3.75	9.98	8.35				
m3	22.37	7.58	3.71	17.74	6.81				
Taxón: <i>Mendozhippus fierensis</i>			Nº colección: MCNAM PV 4004			Medidas craneanas (mm)			
1) 205.6	2) 65.2	3) 20.0	4) 68.3	5) 68.2	6) 103.8	7) 34.9			
8) -	9) 104.5	10) 98.1	11) -	12) -	13) 59.1	14) 20.1			
15) 32.0	16) 61.7	17) 82.9	18) 68.7	19) 34.5	20) 33.0	21) 46.9			
22) 44.2	23) 11.9	24) 21.7	25) 21.7						
Medidas dentarias (mm)									
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC	
P3	12.18	-	-	9.43	-	-	1.45	-	
P4	16.19	-	-	9.63	-	-	4.61	-	
M1	18.70	-	-	-	13.61	12.72	12.49	-	
M2	-	20.38	17.60	-	20.55	15.76	14.33	-	
M3	-	23.43	23.53	-	26.12	0 (triangular)	12.11	-	
Taxón: <i>Pascualhippus boliviensis</i>			Nº colección: MNHN Bol V 003642			Medidas craneanas (mm)			
1) -	2) -	3) -	4) -	5) -	6) -	7) -			
8) 108.98	9) 117.59	10) -	11) 40.25	12) 40.85	13) 57.42	14) 20.09			
15) 34.74	16) 62.74	17) -	18) -	19) -	20) -	21) -			
22) -	23) -	24) -	25) -						
Medidas dentarias (mm)									
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC	
I1	6.00	-	-	8.78	-	-	-	-	
I2	5.49	-	-	11.87	-	-	-	-	
I3	4.12	-	-	7.40	-	-	-	-	
C	3.95	-	-	6.33	-	-	-	-	
P1	5.33	-	-	5.41	-	-	-	-	
P2	10.00	-	-	10.19	-	-	4.66	-	
P3	10.90	-	-	11.42	-	-	6.06	-	
P4	11.96	-	-	12.02	-	-	6.68	-	
M1	-	16.25	10.54	-	22.28	15.70	13.47	-	
M2	-	14.60	7.46	-	24.41	16.21	-	-	
Taxón: <i>Patagonhippus canterensis</i>			Nº colección: MPEF PV 7087			Medidas dentarias (mm)			
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC	
P2	9.10	-	-	8.11	-	-	-	-	
P3	14.26	-	-	12.73	-	-	6.44	-	
P4	17.44	-	-	13.11	-	-	8.06	-	
M1	-	20.10	14.42	-	19.16	14.75	11.95	2.61	

M2	-	22.76	10.82	-	28.62	16.59	14.83	4.33	
M3	-	16.02	7.23	-	25.58	9.94	-	-	
Taxón: <i>Patagonhippus canterensis</i>			Nº colección: MPEF PV 6264			Medidas dentarias (mm)			
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE				
p3	11.72	5.70	4.73	6.55	6.41				
p4	12.55	6.68	4.79	7.33	7.76				
m1	16.80	6.75	4.36	12.08	9.73				
m2	19.94	7.52	5.35	14.43	9.11				
m3	24.08	7.05	6.21	17.61	7.86				
Taxón: <i>Patagonhippus dukei</i> (dpde escala)			Nº colección: MPEF PV 6127			Medidas dentarias (mm)			
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE				
p1	4.88	1.90	-	-	-				
p2	4.92	2.49	-	-	-				
p3	6.33	3.68	-	-	-				
p4	7.50	3.89	-	-	-				
m1	-	4.66	3.78	-	4.82				
m2	11.80	5.09	4.27	7.80	5.57				
m3	16.12	4.41	4.82	11.07	3.85				
Taxón: <i>Moqueguahippus glycisma</i>			Nº colección: MUSM 348			Medidas mandibulares (mm)			
1) ~201.07	2) -	3) -	4) -	5) -	6) ~122.89	7) -	8) -		
9) 97.15	10) 78.45	11) 80.57	12) -	13) 36.12	14) 31.92	15) ~37.37			
Medidas dentarias (mm)									
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE				
p2	8.63	7.15	-	-	-				
p3	10.38	8.75	-	-	-				
m2	20.08	10.33	9.60	10.53	11.73				
m3	31.98	11.78	7.75	25.14	10.46				
Taxón: <i>Argyrohippus boulei</i>			Nº colección: AMNH FM 29685			Medidas craneanas (mm)			
1) -	2) -	3) -	4) ~75.00	5) ~90.00	6) -	7) -			
8) 143.96	9) 136.96	10) -	11) 49.87	12) 43.22	13) 49.36	14) 38.93			
15) 44.14	16) 62.91	17) -	18) -	19) -	20) -	21) -			
22) -	23) -	24) -	25) -						
Medidas dentarias (mm)									
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC	
I1	7.32	-	-	11.03	-	-	-	-	
I2	7.82	-	-	12.06	-	-	-	-	
I3	6.47	-	-	12.83	-	-	-	-	
P2	8.78	-	-	10.19	-	-	-	-	
P3	15.81	-	-	12.24	-	-	7.72	-	
P4	17.00	-	-	13.94	-	-	5.57	3.25*	
M1	-	17.31	12.80	-	17.66	12.54	8.35	2.79*	
M2	-	16.68	9.61	-	20.90	13.98	8.66	3.99*	
M3	-	11.27	5.24	-	15.79	9.27	-	-	
Taxón: <i>Argyrohippus boulei</i>			Nº colección: MACN A 52-18			Medidas dentarias (mm)			
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC	
P2	11.20	-	-	9.98	-	-	-	-	
P3	13.20	-	-	11.72	-	-	5.08	-	
P4	15.55	-	-	11.28	-	-	6.05	-	
M1	-	16.08	13.39	-	13.58	10.41	7.92	-	
M2	-	16.62	11.85	-	17.09	12.29	7.39	-	
M3	-	14.42	7.60	-	18.77	12.73	7.34	-	
Taxón: <i>Argyrohippus boulei</i>			Nº colección: MACN A 52-17			Medidas mandibulares (mm)			
1) 199.34	2) -	3) -	4) ~22.00	5) -	6) 121.06	7) -	8) 52.34		
9) 96.88	10) 77.32	11) 89.44	12) 195.55	13) 28.47	14) 31.15	15) 35.24			
Medidas dentarias (mm)									
Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	
i1	7.41	-	i2	7.20	2.00	i3	7.66	2.13	
			c						
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE				
p3	12.22	6.23	5.80	6.76	6.46				
p4	13.47	6.95	5.40	7.84	7.38				
m1	14.98	6.89	5.56	9.65	8.02				
m2	16.91	6.44	5.72	11.13	8.19				

m3	21.02	6.90	7.30	13.80	7.58						
Taxón: <i>Argyrohippus praecox</i>			Nº colección: FMNH P 13334			Medidas dentarias (mm)					
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC			
P2	7.31	-	-	9.18	-	-	-	-			
P3	12.06	-	-	12.22	-	-	6.70	-			
P4	13.40	-	-	12.47	-	-	6.90	-			
M1	-	11.72	9.13	-	17.02	12.18	7.59	2.42*			
M2	-	14.31	7.46	-	20.23	14.48	-	3.88*			
M3	-	15.43	6.34	-	16.83	9.27	-	-			
						Medidas mandibulares (mm)					
1) -	2) -	3) -	4) -	5) -	6) -	7) -	8) 57.81				
9) -	10) -	11) -	12) -	13) 32.92	14) 37.38	15) 41.43					
						Medidas dentarias (mm)					
Pieza	LL	LL(M)	LL(D)	MD	MD(La)	MD(Li)	LFC	LPFC			
P2	7.31	-	-	9.18	-	-	-	-			
P3	12.06	-	-	12.22	-	-	6.70	-			
P4	13.40	-	-	12.47	-	-	6.90	-			
M1	-	11.72	9.13	-	17.02	12.18	7.59	2.42			
M2	-	14.31	7.46	-	20.23	14.48	-	3.88			
M3	-	15.43	6.34	-	16.83	9.27	-	-			
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE						
p2	10.30	5.46	-	-	-						
p3	12.40	7.72	-	-	-						
p4	13.17	7.29	-	-	-						
m1	16.42	7.31	5.93	10.40	8.99						
m2	18.91	7.96	7.72	11.48	8.30						
m3	22.12	7.13	7.17	15.05	7.04						
Taxón: <i>Argyrohippus sp.</i>			Nº colección: FMNH P 13587			Medidas mandibulares (mm)					
1) 227.59	2) -	3) 18.02	4) -	5) -	6) 141.40	7) 33.78	8) 58.28				
9) 121.09	10) 87.02	11) 95.43	12) 220.11	13) 40.30	14) 39.96	15) 44.82					
						Medidas dentarias (mm)					
Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL	Pieza	MD	LL
i1	6.93	3.80	i2	7.82	3.56	i3	8.11	3.50	c	9.04	3.05
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE						
p3	12.25	6.88	-	-	-						
p4	13.03	5.99	5.37	7.67	6.64						
m1	15.98	7.64	5.23	10.70	8.56						
m2	18.16	6.97	6.05	12.18	7.89						
m3	22.17	6.33	5.88	15.65	7.12						
Taxón: <i>Notohippus toxodontoides</i>			Nº colección: MACN A 1813-1814			Medidas dentarias (mm)					
Pieza	MD	LL	Ltr	LTI	AE						
m2	16.21	5.78	4.93	11.05	6.61						
m3	19.49	5.87	5.25	15.10	6.60						

**Tabla de medidas:** medidas craneanas, mandibulares y dentarias de los especímenes más relevantes. Las medidas indicadas en forma aproximada (~) responden a la imposibilidad de brindar un valor preciso ya sea porque la estructura está deteriorada o porque presenta una deformación que probablemente distorsiona la medida. Referencias y esquemas en la figura 8 y tabla 2 (sección 4.1.2).

\* En *Argyrohippus*, la medida del largo de la proyección labial de la fosa central (LPFC) corresponde al largo de la foseta alargada labiolingualmente que deriva de la proyección.

### 10.3 – Matriz de taxones y caracteres

Matriz de taxones y caracteres																	
Taxón/Carácter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Simpsonotus praecursor</i>	0	0	0	0	?	?	0	?	?	0	0	?	?	0	?	?	?
<i>Notostylops murinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Periphragmis harmeri</i>	0	?	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>Thomashuxleya externa</i>	0	?	0	0	2	0	0	0	0	?	0	?	?	?	0	0	?
<i>Pleurostylodon modicus</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?
<i>Anisotemnus distentus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plexotemnus complicatissimus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pampahippus arenalesi</i>	?	?	0	?	2	0	0	?	?	?	0	0	?	?	?	0	?
<i>Pampahippus secundus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pampahippus powelli</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Puelia coarctatus</i>	0	1	0	1	2	0	0	?	?	?	0	0	?	0	0	?	?
<i>Gualta cuyana</i>	1	?	2	0	2	0	0	?	0	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Coquenya bondi</i>	1	2	2	0	2	0	0	1	?	1	0	?	?	?	?	?	?
<i>Leontinia gaudryi</i>	1	2	2	0	4	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1
<i>Scarrittia canquelensis</i>	1	2	2	0	4	0	0	1	?	1	0	?	1	?	?	?	?
<i>Eomorphippus obscurus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eomorphippus pascuali</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Rhynchippus equinus</i>	1	1	2	1	2	0	0	2	0	0	1	0	0	1	1	1	1
<i>Rhynchippus pumilus</i>	1	1	2	1	2	0	0	?	0	0	1	0	0	1	1	1	1
<i>Rhynchippus brasiliensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Morphippus imbricatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eurygenium latirostris</i>	1	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0	?	0	1	0	1	1
<i>Eurygenium pacegnum</i>	1	1	2	0	1	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
“Notohippidae” n. gen., n. sp.	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mendozahippus fierensis</i>	?	?	2	0	2	0	0	2	0	1	0	0	0	1	1	1	1
<i>Pascualihippus boliviensis</i>	1	?	2	0	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Patagonhippus canterensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Patagonhippus dukei</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Moqueguahippus glycisma</i>	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Argyrohippus sp.</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Argyrohippus boulei</i>	1	1	1	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Argyrohippus praecox</i>	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Notohippus toxodontoides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Proadinothorium leptognathum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Adinothorium ovinum</i>	1	2	2	0	2	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	?	1
<i>Nesodon imbricatus</i>	1	2	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	0	1	2	1	1
<i>Nesodon tawaretus</i>	1	2	2	0	3	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	?
<i>Toxodon platensis</i>	1	2	2	0	4	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	1	?
<i>Posnanskytherium desaguaderoi</i>	1	2	2	0	?	1	1	2	?	1	1	?	0	1	2	?	?

**Matriz (continuación)**

<b>Taxón/Carácter</b>	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
<i>Simpsonotus praecursor</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0
<i>Notostylops murinus</i>	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	-
<i>Periphragmis harmeri</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2
<i>Thomashuxleya externa</i>	?	?	?	0	?	1	?	1	?	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Pleurostylodon modicus</i>	?	?	?	0	0	1	1	1	?	?	?	0	0	0	0	0	2
<i>Anisotemnus distentus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	?
<i>Plexotemnus complicatissimus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?
<i>Pampahippus arenalesi</i>	?	?	?	0	0	?	1	?	?	?	0	0	0	0	0	0	2
<i>Pampahippus secundus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	0	0	0	0	2
<i>Pampahippus powelli</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	2
<i>Puelia coarctatus</i>	?	?	0	0	0	1	1	1	0	?	0	0	0	0	0	0	2
<i>Gualta cuyana</i>	1	1	?	0	1	2	1	?	?	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Coquenia bondi</i>	?	?	?	0	?	?	?	1	?	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Leontinia gaudryi</i>	1	1	?	0	?	2	1	?	?	?	0	1	0	0	0	1	0
<i>Scarrittia canquelensis</i>	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	1	0
<i>Eomorphippus obscurus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	0	2
<i>Eomorphippus pascuali</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0	?	?	2
<i>Rhynchippus equinus</i>	1	1	2	0	1	2	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	2
<i>Rhynchippus pumilus</i>	1	1	2	0	1	2	1	2	0	?	0	1	0	0	0	0	2
<i>Rhynchippus brasiliensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	?	0	0	2
<i>Morphippus imbricatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?
<i>Eurygenium latirostris</i>	1	1	1	0	0	2	2	1	0	?	?	1	0	0	0	0	2
<i>Eurygenium pacegnum</i>	?	?	1	0	?	1	?	1	?	0	1	1	0	0	0	0	2
"Notohippidae" n. gen., n. sp.	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	0	1	0	0	0	0	2
<i>Mendozahippus fierensis</i>	1	1	?	0	0	2	1	?	0	?	?	0	0	0	0	0	2
<i>Pascualihippus boliviensis</i>	?	?	?	0	?	?	?	1	?	?	?	1	0	0	2	0	2
<i>Patagonhippus canterensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Patagonhippus dukei</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Moqueguahippus glycisma</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0	0	?	0	0	0	?	?
<i>Argyrohippus</i> sp.	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?
<i>Argyrohippus boulei</i>	?	?	?	1	?	?	?	1	0	0	0	1	1	0	0	0	2
<i>Argyrohippus praecox</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	1	?	?	0	?
<i>Notohippus toxodontoides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	2	?	?	?	?
<i>Proadinotherium leptognathum</i>	?	?	?	?	?	1	1	?	?	0	?	1	0	1	2	3	3
<i>Adinotherium ovinum</i>	1	1	2	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	2	3	3
<i>Nesodon imbricatus</i>	1	0	2	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	2	3	3
<i>Nesodon tawaretus</i>	?	?	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	?	?	?	?
<i>Toxodon platensis</i>	?	?	2	0	0	2	1	1	1	0	1	1	1	1	2	3	3
<i>Posnanskytherium desaguaderoi</i>	?	?	?	1	0	1	1	1	1	?	1	1	2	1	2	3	3

**Matriz (continuación)**

<b>Taxón/Carácter</b>	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51
<i>Simpsonotus praecursor</i>	?	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	?

<i>Notostylops murinus</i>	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Periphragmis harmeri</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	2	0	1	0
<i>Thomashuxleya externa</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	2	0	0	0
<i>Pleurostylodon modicus</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	2	0	1	0
<i>Anisotemnus distentus</i>	0	?	0	0	?	?	1	1	0	0	1	0	1	2	0	?	?
<i>Plexotemnus complicatissimus</i>	?	?	0	?	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Pampahippus arenalesi</i>	?	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Pampahippus secundus</i>	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	?	0	0	2	0	?	0
<i>Pampahippus powelli</i>	0	1	0	?	1	1	1	1	0	0	1	0	0	2	0	?	0
<i>Puelia coarctatus</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>Gualta cuyana</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	?	1	0	2	?	?	1
<i>Coquenia bondi</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	2	1	?	1
<i>Leontinia gaudryi</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	2	1	?	1
<i>Scarrittia canquelensis</i>	1	1	0	?	?	1	1	?	1	0	?	1	0	2	1	?	1
<i>Eomorphippus obscurus</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	2	1	0	1	1	1	1
<i>Eomorphippus pascuali</i>	?	?	0	0	1	1	0	1	0	0	2	1	0	1	1	1	1
<i>Rhynchippus equinus</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	2	1	0	0	1	0	1
<i>Rhynchippus pumilus</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	2	1	0	0	1	1	1
<i>Rhynchippus brasiliensis</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	2	1	0	0	1	0	1
<i>Morphippus imbricatus</i>	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Eurygenium latirostris</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	?
<i>Eurygenium pacegnum</i>	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	1
“Notohippidae” n. gen., n. sp.	1	?	?	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	?	0	1
<i>Mendozahippus fierensis</i>	?	1	0	1	1	1	0	1	0	0	2	1	0	?	?	?	1
<i>Pascualihippus boliviensis</i>	0	1	0	1	1	1	?	1	0	0	2	1	0	0	1	1	?
<i>Patagonhippus canterensis</i>	?	?	0	1	1	1	0	1	0	0	2	1	0	0	1	1	1
<i>Patagonhippus dukei</i>	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Moqueguahippus glycisma</i>	?	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Argyrohippus</i> sp.	?	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Argyrohippus boulei</i>	0	-	2	1	1	0	0	1	0	0	3	1	0	0	1	1	1
<i>Argyrohippus praecox</i>	?	-	?	1	1	0	0	0	0	0	3	1	0	0	1	1	1
<i>Notohippus toxodontoides</i>	?	-	2	1	1	?	0	0	0	0	3	1	0	0	?	1	1
<i>Proadinothierium leptognathum</i>	?	-	0	1	1	?	0	0	0	1	3	1	0	0	1	1	?
<i>Adinothierium ovinum</i>	0	-	0	1	1	0	0	0	0	1	3	1	0	0	1	1	1
<i>Nesodon imbricatus</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	3	1	0	0	1	1	1
<i>Nesodon tawaretus</i>	?	?	0	?	?	?	?	?	?	1	2	1	0	0	?	1	1
<i>Toxodon platensis</i>	0	-	0	1	?	0	?	0	0	1	3	1	0	0	?	0	?
<i>Posnanskytherium desaguadero</i>	?	-	0	?	?	0	?	?	0	1	?	1	0	0	?	0	?

**Matriz (continuación)**

<b>Taxón/Carácter</b>	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68
<i>Simpsonotus praecursor</i>	1	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-	-	?	?
<i>Notostylops murinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	?	?
<i>Periphragmis harmeri</i>	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	-	-	?	?
<i>Thomashuxleya externa</i>	1	1	0	1	1	1	1	0	?	?	0	0	0	-	-	0	0

<i>Pleurostylodon modicus</i>	?	1	0	1	1	1	1	0	0	?	0	0	0	-	-	?	?
<i>Anisotemnus distentus</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	0	0	-	-	0	0
<i>Plexotemnus complicatissimus</i>	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1	1	0	0	-	-	?	?
<i>Pampahippus arenalesi</i>	1	?	?	?	?	?	1	0	0	<sup>0</sup> <sub>1</sub>	1	0	0	-	-	?	?
<i>Pampahippus secundus</i>	1	?	?	?	?	?	1	0	?	?	1	0	0	-	-	?	?
<i>Pampahippus powelli</i>	1	?	?	?	?	?	?	0	0	?	1	0	0	-	-	?	?
<i>Puelia coarctatus</i>	1	?	?	?	?	?	1	0	1	1	?	0	0	-	-	?	?
<i>Gualta cuyana</i>	1	1	1	?	?	2	1	1	1	0	0	0	1	1	?	?	1
<i>Coquenía bondi</i>	1	1	?	2	1	2	1	1	1	0	0	0	0	-	-	?	?
<i>Leontinia gaudryi</i>	1	1	1	2	1	2	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Scarrittia canquelensis</i>	1	1	1	2	1	2	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Eomorphippus obscurus</i>	?	1	1	3	0	?	1	1	1	0	0	0	1	0	0	?	?
<i>Eomorphippus pascuali</i>	1	?	?	?	0	2	1	1	1	0	0	?	1	0	0	?	?
<i>Rhynchippus equinus</i>	1	1	1	3	0	2	1	1	1	?	0	1	1	1	1	?	?
<i>Rhynchippus pumilus</i>	1	1	1	3	0	2	1	1	1	?	0	1	1	1	1	?	?
<i>Rhynchippus brasiliensis</i>	1	?	?	?	?	?	1	1	1	0	0	1	1	1	1	?	?
<i>Morphippus imbricatus</i>	1	1	1	3	0	2	1	1	1	0	0	1	1	0	0	?	?
<i>Eurygenium latirostris</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eurygenium pacegnum</i>	1	?	1	3	0	2	1	1	1	?	0	1	1	?	0	?	1
“Notohippidae” n. gen., n. sp.	1	1	1	3	1	2	1	1	1	?	0	1	1	1	1	?	?
<i>Mendozahippus fierensis</i>	?	?	?	?	?	?	1	1	1	0	0	1	1	1	1	?	?
<i>Pascualihippus boliviensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Patagonhippus canterensis</i>	?	?	?	?	?	?	1	1	1	0	0	1	1	0	1	?	?
<i>Patagonhippus dukei</i>	?	?	?	?	?	?	1	1	1	0	0	1	1	0	1	?	?
<i>Moqueguahippus glycisma</i>	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	1	?	0	1	?	?
<i>Argyrohippus sp.</i>	?	?	?	?	0	2	1	?	?	?	0	0	1	1	0	?	?
<i>Argyrohippus boulei</i>	1	1	1	3	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	?	?
<i>Argyrohippus praecox</i>	1	?	?	3	?	2	1	1	1	0	0	0	1	1	0	?	?
<i>Notohippus toxodontoides</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	?	0	1	1	?	?	?
<i>Proadinothierium leptognathum</i>	?	0	1	4	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	?	?
<i>Adinothierium ovinum</i>	0	0	1	4	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Nesodon imbricatus</i>	0	0	1	4	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Nesodon tawaretus</i>	0	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	1	1	1	1	?	?
<i>Toxodon platensis</i>	0	-	1	4	0	?	?	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Posnanskytherium desaguadero</i>	?	-	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	0	?	?

**Matriz (continuación)**

<b>Taxón/Carácter</b>	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85
<i>Simpsonotus praecursor</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Notostylops murinus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Periphragmis harmeri</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	?	?	?	?
<i>Thomashuxleya externa</i>	0	0	0	0	?	2	0	?	0	?	0	0	0	?	?	?	?
<i>Pleurostylodon modicus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Anisotemnus distentus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	?	?
<i>Plexotemnus complicatissimus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

<i>Pampahippus arenalesi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Pampahippus secundus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Pampahippus powelli</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Puelia coarctatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Gualta cuyana</i>	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	0	
<i>Coquenia bondi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Leontinia gaudryi</i>	?	1	1	1	?	2	0	?	?	?	?	1	?	?	?	?	
<i>Scarrittia canquelensis</i>	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	0	2	1	?	0
<i>Eomorphippus obscurus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eomorphippus pascuali</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Rhynchippus equinus</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	1	0	2	1	1	1	1	0	?
<i>Rhynchippus pumilus</i>	?	1	1	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	2
<i>Rhynchippus brasiliensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Morphippus imbricatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eurygenium latirostris</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eurygenium pacegnum</i>	1	1	1	1	0	1	0	?	0	0	1	?	1	1	1	0	1
"Notohippidae" n. gen., n. sp.	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mendozahippus fierensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pascualhippus boliviensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Patagonhippus canterensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Patagonhippus dukei</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Moqueguahippus glycisma</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	1	?	?
<i>Argyrohippus</i> sp.	?	1	1	1	?	2	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Argyrohippus boulei</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Argyrohippus praecox</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Notohippus toxodontoides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Proadinothierium leptognathum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Adinothierium ovinum</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	2	1	1	2	0	0	2
<i>Nesodon imbricatus</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	2	0	2	1	1	2	0	0	2
<i>Nesodon tawaretus</i>	?	?	?	?	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Toxodon platensis</i>	1	0	1	1	1	2	?	?	2	0	2	?	?	?	?	0	2
<i>Posnanskytherium desaguaderoi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

**Matriz (continuación)**

<b>Taxón/Carácter</b>	86	87	88	89	90	91	92
<i>Simpsonotus praecursor</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Notostylops murinus</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Periphragmis harmeri</i>	?	?	?	0	?	0	0
<i>Thomashuxleya externa</i>	?	?	?	0	0	0	0
<i>Pleurostylodon modicus</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Anisotemnus distentus</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plexotemnus complicatissimus</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pampahippus arenalesi</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pampahippus secundus</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pampahippus powelli</i>	?	?	?	?	?	?	?

<i>Puelia coarctatus</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Gualta cuyana</i>	2	0	0	1	1	1	1
<i>Coquenía bondi</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Leontinia gaudryi</i>	2	0	?	1	1	1	1
<i>Scarrittia canquelensis</i>	2	0	2	1	1	1	1
<i>Eomorphippus obscurus</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eomorphippus pascuali</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Rhynchippus equinus</i>	1	1	2	1	1	1	1
<i>Rhynchippus pumilus</i>	1	1	2	1	1	1	1
<i>Rhynchippus brasiliensis</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Morphippus imbricatus</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eurygenium latirostris</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eurygenium pacegnum</i>	1	1	1	1	1	1	1
“Notohippidae” n. gen., n. sp.	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mendozahippus fierensis</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pascualihippus boliviensis</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Patagonhippus canterensis</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Patagonhippus dukei</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Moqueguahippus glycisma</i>	?	1	?	1	1	2	1
<i>Argyrohippus</i> sp.	?	?	?	?	?	?	?
<i>Argyrohippus boulei</i>	?	?	?	?	?	?	1
<i>Argyrohippus praecox</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Notohippus toxodontoides</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Proadinotharium leptognathum</i>	?	?	?	1	?	?	?
<i>Adinotharium ovinum</i>	1	1	2	1	1	2	1
<i>Nesodon imbricatus</i>	1	1	2	1	1	2	1
<i>Nesodon tawaretus</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Toxodon platensis</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Posnanskytherium desaguaderoi</i>	?	?	?	?	?	?	?

#### 10.4 - Listado de especímenes comparativos para el análisis filogenético

A continuación se listan los especímenes y publicaciones considerados para el relevamiento de estados de los caracteres de las familias Notostylopidae, Henricosborniidae, “Isotemnidae”, Leontiniidae y Toxodontidae.

##### **Henricosborniidae**

*Simpsonotus praecursor*: MLP 73-VII-3-11 (Pascual *et al*, 1978; Billet, 2011).

##### **Notostylopidae**

*Notostylops murinus*: MACN A 10498, MACN A 10499, MACN A 10500, MACN A 10509, MACN A 10510, MACN A 10514, MACN A 10515, FMNH P 13319, AMNH FM 28956, AMNH 28727 (Simpson, 1948, 1967; Billet, 2011).

##### **“Isotemnidae”**

*Periphragnis harmeri*: MLP 12-1708, MLP 12-12-1705, MLP 12-1769, MLP 12-1771, MLP 12-1714, MACN A 10925, MPEF PV 1026, AMNH FM 29420 (*P. exauctus*), AMNH FM 29411 (*Periphragnis* sp.) (Simpson, 1967; Shockey y Flynn, 2007; Billet, 2011).

*Thomashuxleya externa*: AMNH FM 142463, AMNH FM 28447, AMNH FM 28653, AMNH FM 28697, AMNH FM 28698, AMNH FM 28699, MPEF PV 8166 (Shockey y Flynn, 2007; Shockey *et al.*, 2012; Carrillo y Asher, 2017).

*Pleurostylodon modicus*: MACN A 10554, MACN A 10606, AMNH FM 28644, AMNH FM 28646, AMNH FM 28880 (Simpson, 1967; Billet, 2011).

*Anisotemnus distentus*: MACN A 10588, AMNH FM 5604 (copia), AMNH FM 28696 (copia), AMNH FM 28906 (Shockey y Flynn, 2007; Shockey *et al.* 2012).

### **Leontiniidae**

*Gualta cuyana*: MCNAM PV 3841, MCNAM PV 3916, MCNAM PV 3938, MCNAM PV 3951, MCNAM PV 4376, MLP 96-XI-20-2, MLP 96-XI-20-3 (Cerdeño y Vera, 2014).

*Coquenía bondi*: PVL 5853, PVL 5854 (Deraco *et al.*, 2008).

*Leontinia gaudryi*: FMNH P 13285, FMNH P 14659 (Billet, 2011; Shockey *et al.*, 2012).

*Scarrittia canquelensis*: AMNH FM 29585, AMNH FM 29612, AMNH FM 29613, AMNH FM 29626 (Billet, 2011; Shockey *et al.*, 2012).

### **Toxodontidae**

*Proadinotherium leptognathum*: FMNH P 13454, FMNH P 13489, FMNH P 13581.

*Adinotherium ovinum*: FMNH P 12986, FMNH P 13110, FMNH P 12231 (Scott, 1912; Billet, 2011; Shockey *et al.*, 2012).

*Nesodon imbricatus*: MNHN SCZ 36, MNHN SCZ 52, MPEF PV 1323 (Scott, 1912; Billet, 2011; Shockey *et al.*, 2012).

*Nesodon tawaretus*: MHNSR PV 360, MHNSR PV 1000, MHNSR PV 1004 (Forasiepi *et al.*, 2014).

*Toxodon platensis*: AMNH FM 11169 (Billet, 2011; Shockey *et al.*, 2012).

*Posnanskytherium* sp.: MNHN VIZ 38 (Billet, 2011).

## 10.5 – Árbol de consenso estricto y listado de sinapomorfías comunes en el formato original de salida de TNT.

Strict consensus of 75 trees (0 taxa excluded) calculated, as tree 75  
0.02 secs.



Synapomorphies common to 75 trees  
(Node numbers refer to nodes in consensus)

Simpsonotus\_praecursor : All trees: No autapomorphies:  
Notostylops\_murinus : All trees: Formula\_dentaria\_superior (29): 0 --> 1  
Crecimiento\_de\_los\_incisivos (30): 0 --> 1 Forma\_del\_I1 (32): 0 --> 2  
Cingulo\_mesiolingual\_en\_premolares\_superiores (41): 1 --> 0  
Presencia\_de\_foseta\_posterolabial\_persistente\_en\_molares\_superiores (49): 1 --> 0  
Orientacion\_de\_los\_incisivos\_inferiores (51): 1 --> 0 Desarrollo\_y\_forma\_del\_i3 (54): 1 --> 0 Caninos\_inferiores (56): 1 --> 0 Some trees:  
Cingulo\_mesiolingual\_en\_el\_M1 (47): 1 --> 0  
Periphragmis\_harmeri : All trees: No autapomorphies:  
Thomashuxleya\_externa : All trees: Forma\_del\_I2 (33): 2 --> 0

Presencia\_de\_foseta\_posterolabial\_persistente\_en\_molares\_superiores (49): 1 --> 0  
 Pleurostylodon\_modicus : All trees: No autapomorphies:  
 Anisotemnus\_distentus : All trees:  
 Cuspide\_accesoria\_por\_delante\_del\_extremo\_lingual\_del\_metalofido (59): 0 --> 1  
 Forma\_del\_olecranon\_en\_vista\_lateral (73): 2 --> 0  
 Plexotemnus\_complicatissimus : All trees: Cingulo\_labial\_en\_premolares\_superiores (40): 1 --> 0  
 Pampahippus\_arenalesi : All trees: No autapomorphies:  
 Pampahippus\_secundus : All trees:  
 Fosa\_central\_y\_patron\_de\_crestas\_en\_los\_molares\_superiores (44): 1 --> 2  
 Pampahippus\_powelli : All trees: No autapomorphies:  
 Puelia\_coarctatus : All trees:  
 Forma\_de\_los\_procesos\_ascendentes\_de\_los\_premaxilares\_en\_vista\_lateral (3): 0 --> 1  
 Presencia\_de\_foseta\_posterolabial\_persistente\_en\_molares\_superiores (49): 1 --> 0  
 Gualta\_cuyana : All trees: Largo\_del\_neurocraneo\_en\_vista\_dorsal (10): 0 --> 1  
 Proceso\_posttimpanico (14): 0 --> 1 Articulacion\_calcaeo\_navicular (87): 2 --> 0  
 Coquenina\_bondi : All trees: Cingulo\_labial\_en\_M1 (46): 0 --> 1  
 Extension\_del\_talonido\_por\_detras\_del\_entolofido\_en\_el\_m1\_y\_m2 (63): 1 --> 0  
 Leontinia\_gaudryi : All trees: No autapomorphies:  
 Scarrittia\_canquelensis : All trees:  
 Cingulo\_lingual\_continuo\_en\_los\_premolares\_superiores (42): 0 --> 1  
 Eomorphippus\_obscurus : Some trees: Disposicion\_de\_los\_incisivos\_superiores (31): 0 --> 1  
 Eomorphippus\_pascuali : All trees: No autapomorphies:  
 Rhynchippus\_equinus : All trees: No autapomorphies:  
 Rhynchippus\_pumilus : All trees: Forma\_del\_olecranon\_en\_vista\_lateral (73): 2 --> 0  
 Rhynchippus\_brasiliensis : All trees: Cemento\_en\_la\_superficie\_de\_las\_coronas (36): 0 --> 1 Proyeccion\_del\_paralofo (43): 0 --> 1  
 Morphippus\_imbricatus : Some trees: Forma\_de\_la\_mandibula\_en\_vista\_lateral (26): 0 --> 1  
 Eurygenium\_latirostris : All trees: No autapomorphies:  
 Eurygenium\_pacegnum : All trees:  
 Morfologaa\_del\_extremo\_anterior\_(nacimiento)\_de\_las\_crestas\_palatinas (22): 2 --> 1  
 Notohippidae\_n\_sp : All trees:  
 Presencia\_de\_cingulo\_labial\_en\_incisivos\_superiores (34): 0 --> 1  
 Forma\_del\_P4\_y\_M1 (38): 1 --> 0 Cingulo\_labial\_en\_M1 (46): 0 --> 1  
 Presencia\_de\_foseta\_posterolabial\_persistente\_en\_molares\_superiores (49): 1 --> 0  
 Cingulido\_labial\_en\_incisivos\_inferiores (55): 0 --> 1  
 Mendozahippus\_fierensis : Some trees: Forma\_del\_paladar (28): 1 --> 0  
 Pascualhippus\_boliviensis : Some trees: Disposicion\_de\_los\_incisivos\_superiores (31): 0 --> 2  
 Patagonhippus\_canterensis : All trees: No autapomorphies:  
 Patagonhippus\_dukei : All trees: No autapomorphies:  
 Moqueguahippus\_glycisma : All trees:  
 Fosetida\_del\_entolofido\_(no\_aplicable\_cuando\_el\_entoconido\_es\_bunoide) (64): 1 --> 0  
 Argyrohippus\_sp : All trees: No autapomorphies:  
 Argyrohippus\_boulei : All trees: Cingulo\_mesiolingual\_en\_premolares\_superiores (41): 0 --> 1  
 Argyrohippus\_praecox : All trees: No autapomorphies:  
 Notohippus\_toxodontoides : Some trees: Formula\_dentaria\_superior (29): 1 --> 2  
 Proadinothierium\_leptognathum : All trees: No autapomorphies:  
 Adinothierium\_ovinum : Some trees: Margen\_anterior\_de\_la\_orbita (7): 2 --> 1  
 Nesodon\_imbricatus : Some trees:  
 Forma\_de\_los\_procesos\_ascendentes\_de\_los\_premaxilares\_en\_vista\_lateral (3): 0 --> 1

Fosa\_subarcuate (18): 1 --> 0  
 Nesodon\_tawaretus : Some trees: Forma\_de\_los\_nasales (4): 2 --> 3  
 Pared\_medial\_de\_la\_bula\_timpanica (12): 0 --> 1 Forma\_de\_los\_frontales (20): 0 --> 1  
 Cresta\_sagital (21): 0 --> 1  
 Toxodon\_platensis : All trees: Margen\_anterior\_de\_la\_orbita (7): 2 --> 1 Some trees:  
 Morfologaa\_del\_extremo\_anterior\_(nacimiento)\_de\_las\_crestas\_palatinas (22): 1 --> 2  
 Posnanskytherium\_desaguaderoi : All trees: Formula\_dentaria\_superior (29): 1 --> 2 Some trees: Forma\_de\_los\_frontales (20): 0 --> 1  
 Node 40 : All trees: No synapomorphies  
 Node 41 : All trees: Forma\_del\_I1 (32): 0 --> 1  
 Cingulo\_lingual\_continuo\_en\_los\_premolares\_superiores (42): 0 --> 1  
 Node 42 : All trees: Cingulo\_labial\_en\_M1 (46): 0 --> 1  
 Node 43 : All trees: Cingulo\_labial\_en\_premolares\_superiores (40): 0 --> 1  
 Fosa\_central\_y\_patron\_de\_crestas\_en\_los\_molares\_superiores (44): 0 --> 1  
 Cresta\_lingual\_vertical\_en\_el\_i1\_e\_i2 (52): 0 --> 1  
 Cresta\_distolabial\_del\_trigonido\_en\_los\_premolares\_inferiores\_originada\_a\_partir\_de\_la\_extension\_distolabial\_del\_protolofido (57): 0 --> 1 Some trees:  
 Cingulido\_labial\_en\_incisivos\_inferiores (55): 0 --> 1  
 Cuspide\_accesoria\_por\_detras\_del\_extremo\_lingual\_del\_metalofido (60): 0 --> 1  
 Node 44 : All trees:  
 Presencia\_de\_foseta\_posterolabial\_persistente\_en\_molares\_superiores (49): 1 --> 0  
 Node 45 : All trees: Entocónido\_bunoide\_en\_el\_p3-4\_ (61): 0 --> 1  
 Node 46 : All trees: Forma\_y\_tamaño\_del\_canino (35): 0 --> 1  
 Apertura\_mesiolingual\_de\_la\_fosa\_central\_en\_premolares\_superiores (39): 0 --> 1  
 Node 47 : All trees: Cingulo\_mesiolingual\_en\_el\_M1 (47): 1 --> 2  
 Node 48 : All trees: Morfologia\_oclusal\_de\_la\_denticion\_inferior (50): 0 --> 1  
 Cuspide\_accesoria\_por\_delante\_del\_extremo\_lingual\_del\_metalofido (59): 0 --> 1  
 Node 49 : All trees: Forma\_del\_I2 (33): 2 --> 1  
 Presencia\_de\_cingulo\_labial\_en\_incisivos\_superiores (34): 0 --> 1  
 Cingulo\_mesiolingual\_en\_el\_M1 (47): 1 --> 2 Some trees:  
 Cresta\_cigomatica\_dorsal\_a\_nivel\_de\_la\_raiz\_posterior\_del\_arco\_cigomatico (9): 0 --> 1  
 Node 50 : All trees:  
 Forma\_del\_premaxilar\_a\_nivel\_de\_la\_apertura\_de\_las\_fosas\_nasales (0): 0 --> 1  
 Foramen\_infraorbital (2): 0 --> 2  
 Morfologaa\_del\_extremo\_anterior\_(nacimiento)\_de\_las\_crestas\_palatinas (22): 1 --> 2  
 Curvatura\_de\_los\_molares (45): 0 --> 1 Cingulo\_distal\_en\_molares\_superiores (48): 0 --> 1 Paraconido\_o\_paralofido\_en\_molares\_inferiores (58): 0 --> 1  
 Cuspide\_accesoria\_por\_detras\_del\_extremo\_lingual\_del\_metalofido (60): 1 --> 0  
 Extension\_del\_talonido\_por\_detras\_del\_entolofido\_en\_el\_m1\_y\_m2 (63): 0 --> 1  
 Node 51 : All trees: Forma\_del\_I1 (32): 0 --> 1  
 Node 52 : All trees: Forma\_de\_los\_nasales (4): 2 --> 4 Forma\_del\_I2 (33): 1 --> 0  
 Node 53 : All trees: Cingulo\_labial\_en\_premolares\_superiores (40): 1 --> 0  
 Fosa\_central\_y\_patron\_de\_crestas\_en\_los\_molares\_superiores (44): 1 --> 2 Some trees:  
 Cingulido\_labial\_en\_incisivos\_inferiores (55): 1 --> 0  
 Node 54 : All trees:  
 Presencia\_de\_foseta\_posterolabial\_persistente\_en\_molares\_superiores (49): 1 --> 0  
 Node 55 : All trees:  
 Forma\_de\_los\_procesos\_ascendentes\_de\_los\_premaxilares\_en\_vista\_lateral (3): 0 --> 1  
 Foramenes\_incisivos (24): 1 --> 2 Some trees:  
 Cresta\_cigomatica\_dorsal\_a\_nivel\_de\_la\_raiz\_posterior\_del\_arco\_cigomatico (9): 1 --> 0 Cresta\_sagital (21): 0 --> 1  
 Node 56 : Some trees: Margen\_anterior\_de\_la\_orbita (7): 1 --> 2

Fosetida\_del\_entolofido\_(no\_aplicable\_cuando\_el\_entoconido\_es\_bunoide) (64): 0 --> 1  
 Node 57 : All trees: Forma\_y\_desarrollo\_del\_parastilo\_del\_P3\_y\_o\_P4 (37): 0 --> 1  
 Cingulo\_mesiolingual\_en\_el\_M1 (47): 1 --> 0 Some trees:  
 Fusion\_de\_los\_extremos\_linguales\_del\_metalofido\_y\_el\_entolofido (62): 0 --> 1  
 Node 58 : All trees: Cemento\_en\_la\_superficie\_de\_las\_coronas (36): 0 --> 1  
 Some trees: Cingulo\_mesiolingual\_en\_premolares\_superiores (41): 1 --> 0  
 Presencia\_de\_foseta\_posterolabial\_persistente\_en\_molares\_superiores (49): 1 --> 0  
 Node 59 : All trees:  
 Apertura\_mesiolingual\_de\_la\_fosa\_central\_en\_premolares\_superiores (39): 1 --> 0  
 Cingulo\_mesiolingual\_en\_premolares\_superiores (41): 1 --> 0  
 Node 60 : All trees: Cemento\_en\_la\_superficie\_de\_las\_coronas (36): 0 --> 2  
 Node 61 : All trees: Fosa\_central\_y\_patron\_de\_crestas\_en\_los\_molares\_superiores (44): 2 --> 3  
 Node 62 : All trees:  
 Fusion\_de\_los\_extremos\_linguales\_del\_metalofido\_y\_el\_entolofido (62): 1 --> 0  
 Some trees:  
 Fosetida\_posterior\_en\_molares\_inferiores\_(no\_aplicable\_en\_aquellos\_taxones\_de\_escaso\_desarrollo\_del\_talonido\_por\_detrás\_del\_entolofido) (65): 1 --> 0  
 Node 63 : All trees: Formula\_dentaria\_superior (29): 0 --> 1  
 Node 64 : All trees: Proyeccion\_del\_paralofo (43): 0 --> 1 Some trees:  
 Curso\_de\_la\_sutura\_premaxilomaxilar (1): 1 --> 2  
 Borde\_dorsal\_de\_la\_raiz\_anterior\_del\_arco\_cigomatico (6): 0 --> 1  
 Foramenes\_palatinos\_mayores\_en\_relación\_a\_la\_linea\_media (25): 0 --> 1  
 Extension\_de\_la\_sinfisis\_mandibular (27): 0 --> 1 Crecimiento\_de\_los\_incisivos (30): 0 --> 1  
 Disposicion\_de\_los\_incisivos\_superiores (31): 0 --> 2 Forma\_del\_I1 (32): 0 --> 3  
 Forma\_del\_I2 (33): 2 --> 3 Orientacion\_de\_los\_incisivos\_inferiores (51): 1 --> 0  
 Cresta\_lingual\_vertical\_en\_el\_i1\_e\_i2 (52): 1 --> 0  
 Desarrollo\_y\_forma\_del\_i3 (54): 3 --> 4  
 Contorno\_dorsal\_de\_la\_porcion\_distal\_del\_radio (76): 1 --> 2  
 Node 65 : All trees: Formula\_dentaria\_superior (29): 0 --> 1  
 Presencia\_de\_foseta\_posterolabial\_persistente\_en\_molares\_superiores (49): 1 --> 0  
 Fusion\_de\_los\_extremos\_linguales\_del\_metalofido\_y\_el\_entolofido (62): 1 --> 0  
 Fosetida\_del\_entolofido\_(no\_aplicable\_cuando\_el\_entoconido\_es\_bunoide) (64): 1 --> 0  
 Fosetida\_posterior\_en\_molares\_inferiores\_(no\_aplicable\_en\_aquellos\_taxones\_de\_escaso\_desarrollo\_del\_talonido\_por\_detrás\_del\_entolofido) (65): 1 --> 0

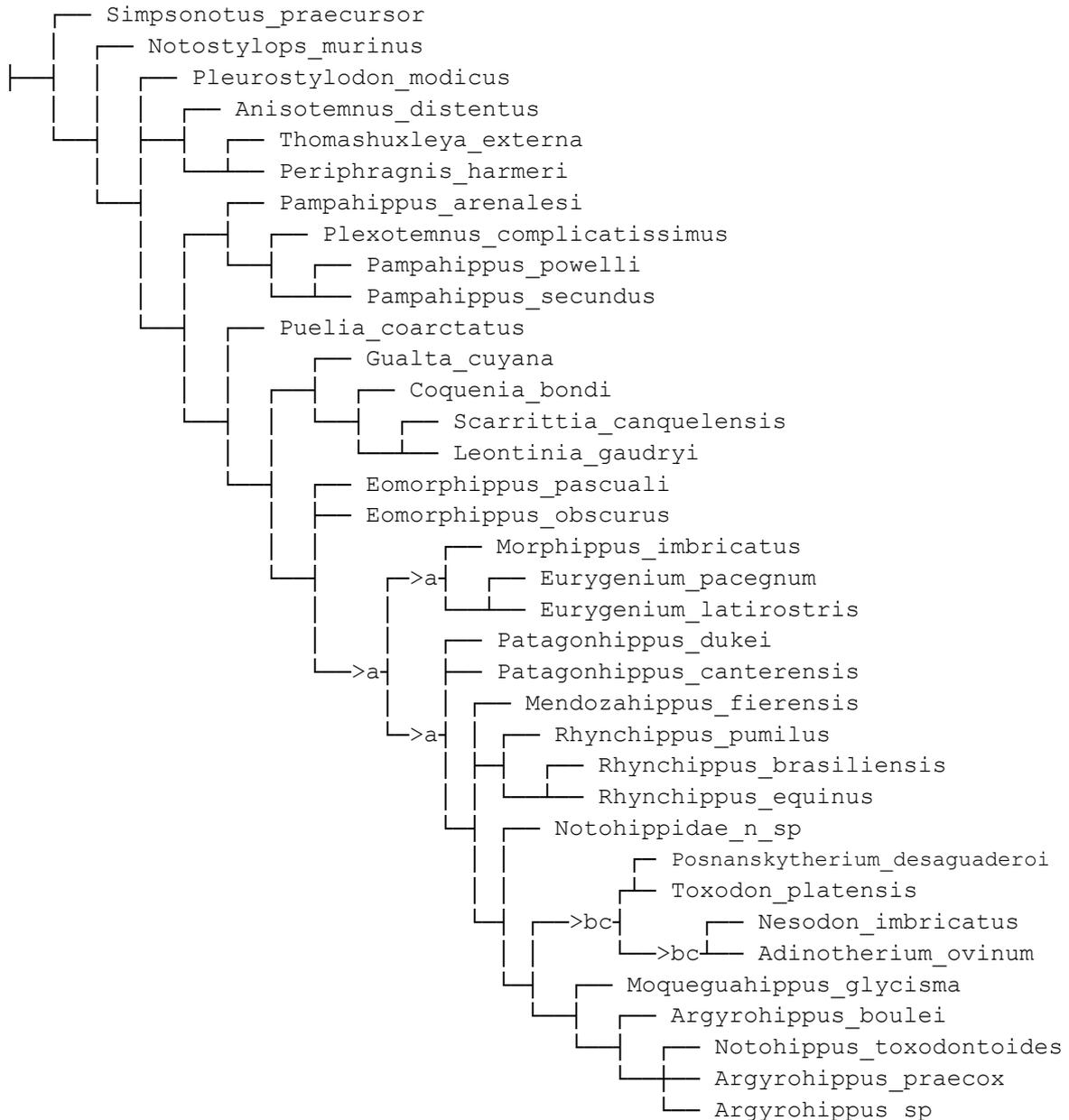
## 10.6 - Resultados iterPCR

The following reduced consensus is obtained after pruning the most unstable taxa:

=====

Note: for consensus calculation, trees will be temporarily collapsed (when min. branch length = 0)

Strict consensus of 75 trees



Legends:

a: Pascualihippus\_boliviensis (25)

b: Proadinotherium\_leptognathum (33)

c: Nesodon\_tawaretus (36)

-----  
 The following taxa are unstable and collapse nodes in the strict consensus:  
 -----

Pascualihippus\_boliviensis

Scoring the following characters may help to resolve its position:

4 9 10 13 14 23 26 27 62 64 65 73 74 78 80 81 85 86 87

Nesodon\_tawaretus

Scoring the following characters may help to resolve its position:

18 30 31 32 33 52 54 66 69 76 81 82

Proadinothierium\_leptognathum

Scoring the following characters may help to resolve its position:

1 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 14 18 20 21 25 27 51 66 69 76 81 82

=====

EVALUATING CHARACTERS INVOLVED IN ALTERNATIVE POSITIONS OF  
 UNSTABLE TAXA TOOK 3 SECONDS

=====

## 10.7 – Tabla de taxones y categorías incluidos en los análisis paleobiológicos

A continuación se provee el listado de taxones incluidos en los análisis paleobiológicos, indicando el tipo de alimentación, ambiente, masa, y el/los análisis en los que fueron incluidos.

<b>Taxones actuales</b> (Artiodactyla y Perissodactila)	Familia	Alimentación	Ambiente	Masa (kg)	Mesodesgaste	A 1	A 2	A 3	A 4	A 5	A 6
<i>Aepyceros melampus</i>	Bovidae	M	A	51,60	x	x	x	x	x	x	x
<i>Alces alces</i>	Cervidae	R	C	359,00	x	x	x	x	x	x	x
<i>Ammodorcas clarkei</i>	Bovidae	R	A	28,00		x	x	x	x	x	x
<i>Alcelaphus bucelaphus</i>	Bovidae	P	A	-	x						
<i>Bubalus depressicornis</i>	Bovidae	R	C	150,50		x	x	x	x	x	x
<i>Antidorcas marsupialis</i>	Bovidae	M	A	39,10		x	x	x	x	x	x
<i>Axis axis</i>	Cervidae	M	A	61,65		x	x	x	x	x	x
<i>Bison Bison</i>	Bovidae	P	A	-	x					x	x
<i>Blastoceros dichotomus</i>	Cervidae	M	A	115,00		x	x	x	x	x	x
<i>Bos taurus</i>	Bovidae	P	A	-						x	x
<i>Camelus dromedarius</i>	Camelidae	R	A	415,00		x	x	x	x	x	x

<i>Capra hircus</i>	Bovidae	M	M	46,90		x	x	x	x	x	x
<i>Capricornis sumatrensis</i>	Bovidae	M	M	-	x						
<i>Cervus canadensis</i>	Cervidae	M	C	-	x						
<i>Cervus elaphus</i>	Cervidae	M	M	160,50		x	x	x	x		
<i>Cervus nippon</i>	Cervidae	M	M	52,50		x	x	x	x	x	x
<i>Ceratotherium simum</i>	Rhinocerotidae	P	A	-	x					x	x
<i>Connochaetes taurinus</i>	Bovidae	P	A	-	x						
<i>Dama dama</i>	Cervidae	M	M	43,40		x	x	x	x	x	x
<i>Damaliscus lunatus</i>	Bovidae	P	A	150,00	x					x	x
<i>Diceros bicornis</i>	Rhinocerotidae	R	M	-	x						
<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	Rhinocerotidae	R	C	950,00	x					x	x
<i>Elaphurus davidianus</i>	Cervidae	M	M	190,00		x	x	x	x	x	x
<i>Equus burchelli</i>	Equidae	G	A	307,50	x						
<i>Equus grevyi</i>	Equidae	G	A	450,00	x						
<i>Equus caballus</i>	Equidae	G	A	350,00		x	x	x	x	x	x
<i>Equus zebra</i>	Equidae	G	A	287,00		x	x	x	x	x	x
<i>Eudorcas thomsonii</i>	Bovidae	M	M	-	x						
<i>Gazella dorcas</i>	Bovidae	M	A	20,50		x	x	x	x	x	x
<i>Giraffa camelopardalis</i>	Giraffidae	R	A	1009,00	x	x	x	x	x	x	x
<i>Hemitragus hylocrius</i>	Bovidae	M	A	90,00		x	x	x	x	x	x
<i>Hippocamelus bisulcus</i>	Cervidae	M	C	85,00		x	x	x	x	x	x
<i>Hippotragus equinus</i>	Bovidae	P	A	270,00	x	x	x	x	x	x	x
<i>Hippotragus niger</i>	Bovidae	P	M	226,50	x						
<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	Bovidae	P	A	-	x						
<i>Lama guanicoe</i>	Camelidae	M	A	-		x	x	x	x	x	x
<i>Lama pacos</i>	Camelidae	M	A	52,70		x	x	x	x	x	x
<i>Lama vicugna</i>	Camelidae	M	A	47,50		x	x	x	x	x	x
<i>Mazama americana</i>	Cervidae	R	C	30,00		x	x	x	x	x	x
<i>Nanger granti</i>	Bovidae	M	M	-	x						
<i>Odocoileus hermionus</i>	Cervidae	R	M	80,90	x						
<i>Odocoileus virginianus</i>	Cervidae	R	M	77,20	x	x	x	x	x	x	x
<i>Okapia johnstoni</i>	Giraffidae	R	C	250,00	x						
<i>Oryx gazella</i>	Bovidae	M	A	224,50		x	x	x	x	x	x
<i>Ovibos moschatus</i>	Bovidae	M	A	-	x						
<i>Ozotoceros bezoarticus</i>	Cervidae	M	A	37,50		x	x	x	x	x	x
<i>Pudu mephistophiles</i>	Cervidae	R	C	9,60						x	x
<i>Redunca redunca</i>	Bovidae	P	M	-	x						
<i>Rhinoceros sondaicus</i>	Rhinocerotidae	R	C	1750,00	x						
<i>Sus scrofa</i>	Suidae	O	C	86,00		x	x	x	x		
<i>Syncerus caffer</i>	Bovidae	P	M	-						x	x
<i>Taurotragus oryx</i>	Bovidae	M	M	411,00	x	x	x	x	x	x	x
<i>Tayassu pecari</i>	Tayassuidae	O	C	36,00		x	x	x	x	x	x
<i>Tragelaphus scriptus</i>	Bovidae	R	M	-	x						
<b>Taxones Fósiles</b>											
<i>Puelia coarctatus</i>	"Notohippidae"	?	?	?		x	x	x	x		
<i>Rhynchippus equinus</i>	"Notohippidae"	?	?	?	x	x	x	x	x	x	x
<i>Eurygenium latirostris</i>	"Notohippidae"	?	?	?			x		x		
<i>Morphippus imbricatus</i>	"Notohippidae"	?	?	?						x	x
<i>Mendozahippus fierensis</i>	"Notohippidae"	?	?	?		x	x	x	x		

<i>Argyrohippus</i> sp.	"Notohippidae"	?	?	?						x	x
<i>Argyrohippus boulei</i>	"Notohippidae"	?	?	?						x	x
<i>Periphragms</i> sp.	"Isotemnidae"	?	?	?		x	x	x	x		
<i>Thomashuxleya externa</i>	"Isotemnidae"	?	?	?						x	x
<i>Nesodon imbricatus</i>	Toxodontidae	?	?	?		x	x			x	x
<i>Nesodon tawaretus</i>	Toxodontidae	?	?	?						x	x
<i>Adinotherium ovinum</i>	Toxodontidae	?	?	?						x	x
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Proterotheriidae	?	?	?						x	x
<i>Theosodon lydekkeri</i>	Macrauchiidae	?	?	?						x	x

**Tabla de taxones y categorías incluidos en los análisis paleobiológicos.** Además de las variables "alimentación", "ambiente" y "masa", se indican los análisis en los que fueron incluidos. A1 a A6 corresponden a los análisis 1, 2, 3, 4, 5 y 6 mencionados en el texto. *Argyrohippus* sp. corresponde, al igual que en el análisis filogenético, al espécimen FMNH P 13587.

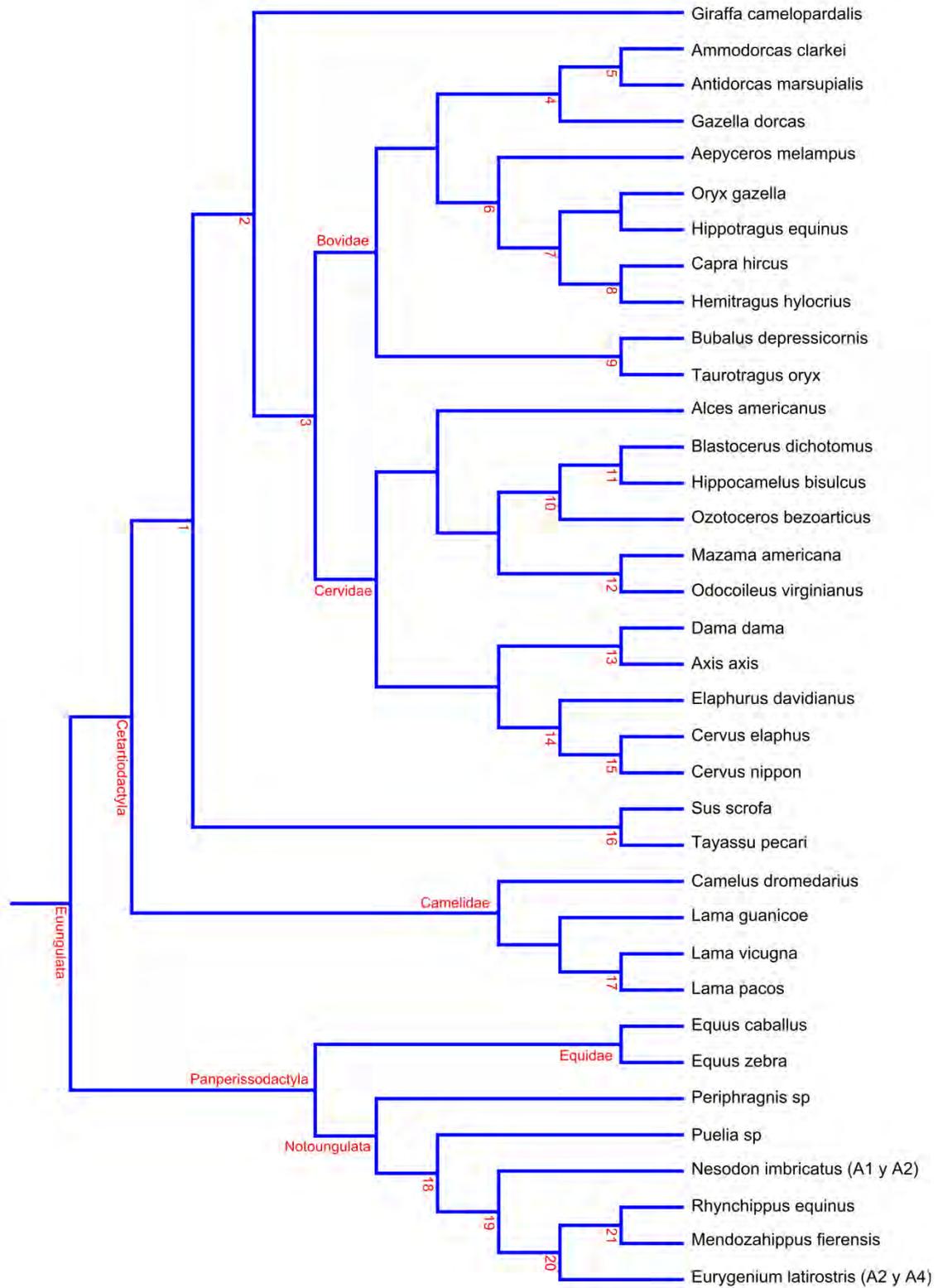
## 10.8 – Tabla de valores de mesodesgaste

Especie	Proporción cúsp agudas	Proporción cúsp planas	Proporción Relieve Oclusal alto	Alimentación
<i>Aepyceros melampus</i>	0,352	0	1	Mixto
<i>Alcelaphus buselaphus</i>	0,032	0,28	0,57	Pastador
<i>Alces alces</i>	1	0	1	Ramoneador
<i>Bison bison</i>	0	0,733	0	Pastador
<i>Carpicornis sumatraensis</i>	0,454	0,045	1	Mixto
<i>Ceratotherium simum</i>	0	0,28	0	Pastador
<i>Cervus canadensis</i>	0,473	0	1	Mixto
<i>Connochaetes taurinus</i>	0,153	0,288	0,55	Pastador
<i>Damaliscus lunatus</i>	0,2	0,2	0,2	Pastador
<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	0,8	0	1	Ramoneador
<i>Diceros bicornis</i>	0,941	0	1	Ramoneador
<i>Equus burchelli</i>	0,27	0,336	0	Pastador
<i>Equus grevyi</i>	0,344	0,241	0	Pastador
<i>Eudorcas thomsonii</i>	0,554	0,013	0,88	Mixto
<i>Giraffa camelopardalis</i>	0,737	0	0,94	Ramoneador
<i>Hippotragus equinus</i>	0,038	0	0,85	Pastador
<i>Hippotragus niger</i>	0	0,15	0,85	Pastador
<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	0	0	0,96	Pastador
<i>Nanger granti</i>	0,5	0	0,88	Mixto
<i>Odocoileus hemionus</i>	0,727	0	1	Ramoneador
<i>Odocoileus virginianus</i>	0,888	0	1	Ramoneador
<i>Okapia johnstoni</i>	0,875	0	1	Ramoneador
<i>Ovibos moschatus</i>	0,576	0	0,81	Mixto
<i>Redunca redunca</i>	0,064	0,025	0,91	Pastador
<i>Rhinoceros sondaicus</i>	1	0	1	Ramoneador
<i>Taurotragus oryx</i>	0,5	0	1	Mixto
<i>Tragelaphus scriptus</i>	0,51	0	1	Ramineador
<i>Trachytherus 1</i>	0,105	0,053	0,789	?

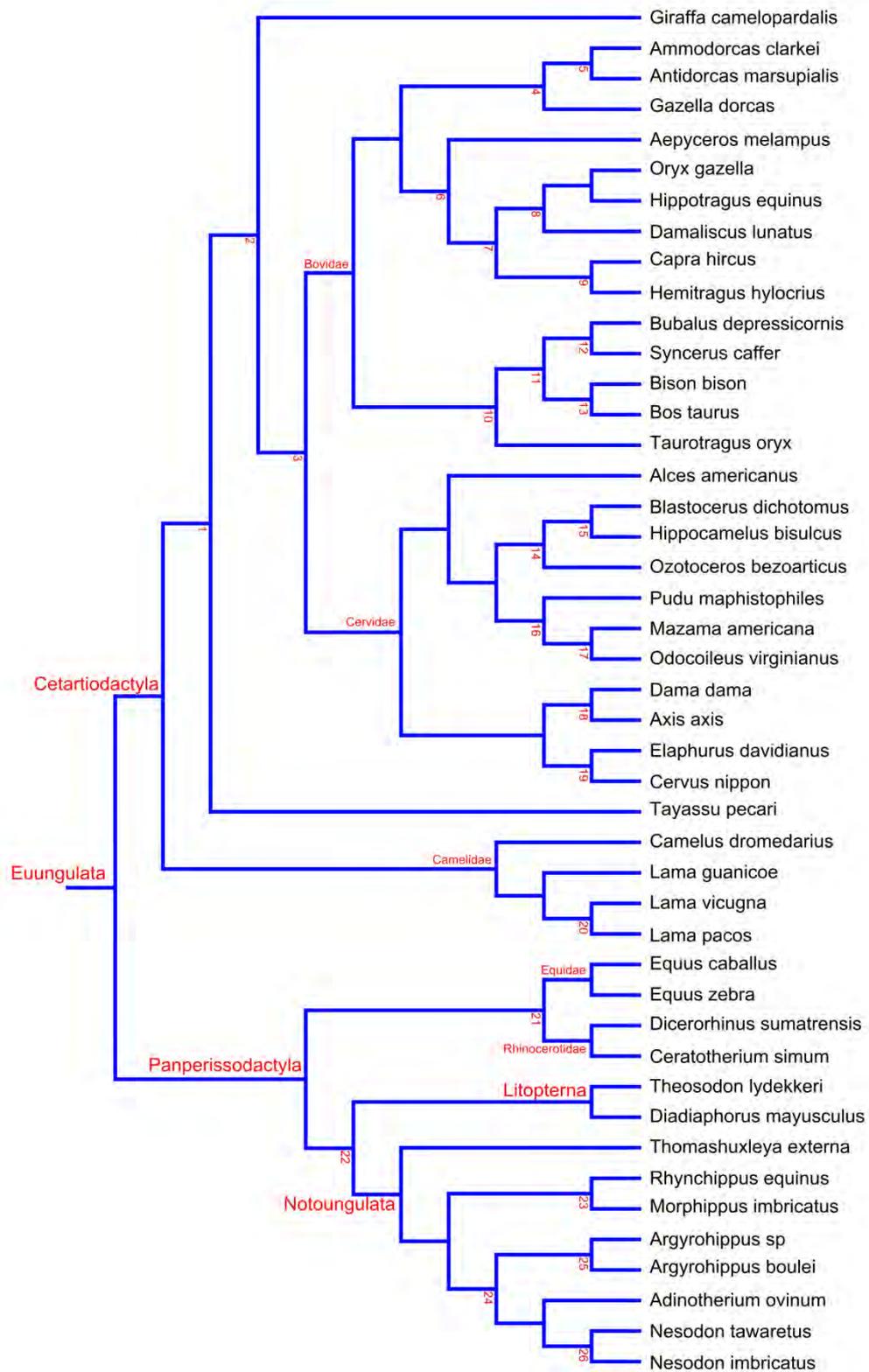
<i>Trachytherus 2</i>	0,105	0,053	0,053	?
<i>Trachytherus 3</i>	0,105	0,053	0,474	?
<i>Archaeohyrax 1</i>	0,125	0	0,375	?
<i>Archaeohyrax 2</i>	0,125	0	0,375	?
<i>Archaeohyrax 3</i>	0,125	0	0,938	?
<i>Federicoanaya 1</i>	0,3	0	0,95	?
<i>Federicoanaya 2</i>	0,3	0	0,6	?
<i>Federicoanaya 3</i>	0,3	0	0,95	?
<i>Rhynchippus equinus (0,03)</i>	0,1	0	0,9	?
<i>Rhynchippus equinus (0,05)</i>	0,1	0	0,8	?
<i>Rhynchippus equinus (0,1)</i>	0,1	0	0,3	?

**Tabla de valores de mesodesgaste.** Los valores corresponden a los provistos por Croft y Weinstein (2008), a los cuales se agregaron los valores de mesodesgaste de *Rhynchippus equinus* bajo las tres líneas de corte según lo explicado en el texto.

## 10.9 – Filogenia compuesta para los análisis morfogeométricos



Filogenia utilizada para los análisis craneanos. Editada de Cassini (2013).



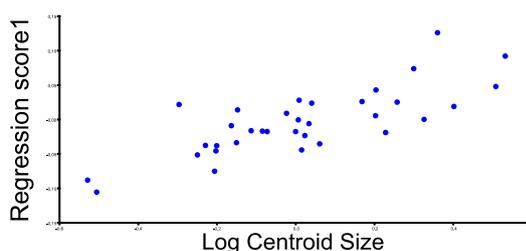
Filogenia utilizada para los análisis mandibulares. Editada de Cassini (2013).

## 10.10 – Especímenes fósiles incluidos en el análisis morfogeométrico

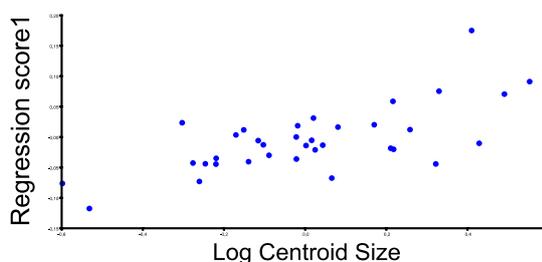
*Puelia coarctatus* (MLP 67-II-27-27), *Rhynchippus equinus* (MPEF PV 695, ACM 3289, FMNH P 13410), *Eurygenium latirostris* (UNPSJB PV 60), *Morphippus imbricatus* (FMNH P 13411), *Mendozahippus fierensis* (MCNAM PV 4004), *Argyrohippus* sp. (FMNH P 13587), *Argyrohippus boulei* (MACN A 52-17), *Periphragnis* sp. (MLP 69-III-24-286), *Thomashuxleya externa* (AMNH FM 28447, MPEF PV 8166), *Nesodon imbricatus* (MPM PV 3659, MNHN SCZ 36), *Nesodon tawaretus* (MHNSR-PV 360), *Adinotherium ovinum* (MPM PV 3666), *Diadiaphorus majusculus* (MPM PV 3397) y *Theosodon lydekkeri* (MACN A 9269-88).

## 10.11 – Regresiones de los contrastes filogenéticamente independientes sobre el log cs de los seis análisis.

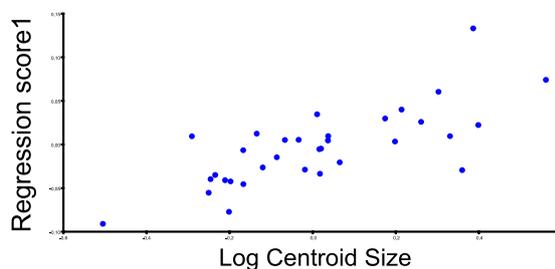
A1 Regression Analysis (through the origin)  
Dependent variable(s): IndContrasts  
Independent variable(s): Log centroid Size  
Sum of squares  
Total SS: 0,23347399  
Predicted SS: 0,04562522  
Residual SS: 0,18784876  
%predicted: 19,5419



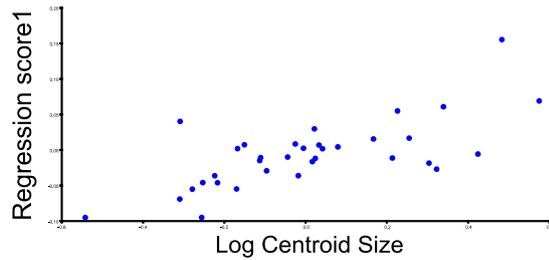
A2 Regression Analysis (through the origin)  
Dependent variable(s): IndContrasts  
Independent variable(s): Log centroid Size  
Sum of squares  
Total SS: 0,34810824  
Predicted SS: 0,04322365  
Residual SS: 0,3048859  
%predicted: 12,4167



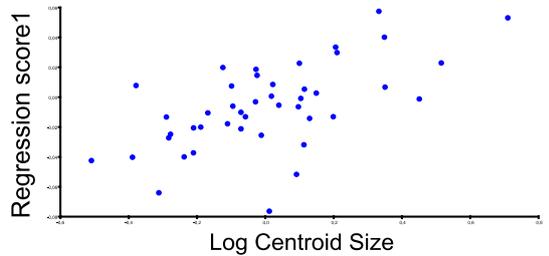
A3 Regression Analysis (through the origin)  
Dependent variable(s): IndContrasts  
Independent variable(s): Log centroid Size  
Sum of squares  
Total SS: 0,16244476  
Predicted SS: 0,03357018  
Residual SS: 0,12887458  
%predicted: 20,6656



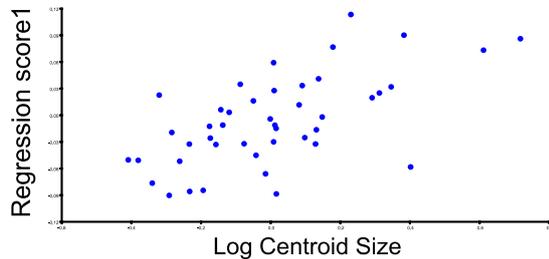
A4 Regression Analysis (through the origin)  
 Dependent variable(s): IndContrasts  
 Independent variable(s): Log centroid Size  
 Sum of squares  
 Total SS: 0,28500806  
 Predicted SS: 0,03640029  
 Residual SS: 0,24860777  
 %predicted: 12,7717



A5 Regression Analysis (through the origin)  
 Dependent variable(s): IndContrasts  
 Independent variable(s): Log centroid Size  
 Sum of squares  
 Total SS: 0,16969466  
 Predicted SS: 0,01301356  
 Residual SS: 0,15668111  
 %predicted: 7,6688



A6 Regression Analysis (through the origin)  
 Dependent variable(s): IndContrasts  
 Independent variable(s): Log centroid Size  
 Sum of squares  
 Total SS: 0,33340529  
 Predicted SS: 0,04273725  
 Residual SS: 0,29066803  
 %predicted: 12,818



## 10.12 – Bibliografía apéndices

- Billet G. 2011. Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) based on cranial and dental characters. *J Syst Paleontol* 4:481–497.
- Carrillo JD y Asher RJ. 2017. An exceptionally well-preserved skeleton of *Thomashuxleya externa* (Mammalia, Notoungulata), from the Eocene of Patagonia, Argentina. *Palaeontologia Electronica* 20.2.34A:1–33
- Cassini GH. 2013. Skull geometric morphometrics and palaeoecology of santacrucian (late early Miocene; Patagonia) native ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata). *Ameghiniana* 50(2):193–216.
- Cerdeño E y Vera B. 2014. A new Leontiniidae (Notoungulata) from the Late Oligocene beds of Mendoza Province, Argentina. *J Syst Paleontol*. doi: 10.1080/14772019.2014.982727.
- Croft DA y Weinstein D. 2008. The first application of the mesowear method to endemic South American ungulates (Notoungulata). *Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol*. 269:103–114.

- Croft DA, Flynn JJ y Wyss AR. 2008. The Tinguiririca fauna of Chile and the early stages of “modernization” of South American mammal faunas. *Arquivos Mus Nac, Río de Janeiro* 66(1):191–211.
- Deraco MV, Powell JE y López GM. 2008. Primer leontínido (Mammalia, Notoungulata) de la Formación Lumbrera (Subgrupo Santa Bárbara, Grupo Salta–Paleogeno) del noroeste argentino. *Ameghiniana* 45:83–91.
- Forasiepi AM, Cerdeño E, Bond M, Schmidt GI, Naipauer M, Straehl FR, Martinelli AG, Garrido CG, Schmitz MD y Crowley JL. 2014. New toxodontid (Notoungulata) from Early Miocene of Mendoza, Argentina. *Paläontol Z.* doi: 10.1007/s12542-014-0233-5.
- Pascual R, Vucetich MG y Fernández J. 1978. Los primeros mamíferos (Notoungulata, Henricosborniidae) de la Formación Mealla (Grupo Salta, Subgrupo Santa Bárbara). Sus implicancias filogenéticas, taxonómicas y cronológicas. *Ameghiniana* 15:366–390.
- Patterson B. 1935. A new *Argyrohippus* from the Deseado beds of Patagonia. *Geological Series of the Field Museum of Natural History* 6:161–166.
- Patterson B. 1952 (inédito). Catálogo de los mamíferos del Deseadiano y el Colhuehuapiano. Manuscrito no publicado sobre los archivos de sección Paleontología Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires.
- Scott WB. 1912. Mammalian of the Santa Cruz Beds. Part 2, Toxodonta. En: *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899*, Scott WB (editor). Stuttgart: E. Schweizerbartsche Verlagshandlung. pp. 111–238.
- Shockey BJ y Flynn JJ. 2007. Morphological diversity in the postcranial skeleton of Casamayoran (?middle to late Eocene) Notoungulata and foot posture in notoungulates. *Am Mus Novit.* 3601:1–26.
- Shockey BJ, Flynn JJ, Croft DA, Gans P y Wyss AR. 2012. New leontiniid Notoungulata (Mammalia) from Chile and Argentina: comparative anatomy, character analysis, and phylogenetic hypotheses. *Am Mus Novit.* 3737:1–64.
- Simpson GG. 1948. The beginning of the age of mammals in South America, Part 1. *Bull Am Mus Nat Hist.* 91:1–232.
- Simpson GG. 1967. The beginning of the age of mammals in South America, Part 2. *Bull Am Mus Nat Hist.* 137:1–260.



# **11: COPIA DE PUBLICACIÓN DERIVADA DE LA TESIS**

RESEARCH ARTICLE

# Cranial Morphology of the Late Oligocene Patagonian Notohippid *Rhynchippus equinus* Ameghino, 1897 (Mammalia, Notoungulata) with Emphases in Basicranial and Auditory Region

Gastón Martínez<sup>1,2\*</sup>, María Teresa Dozo<sup>1</sup>, Javier N. Gelfo<sup>3,4</sup>, Hernán Marani<sup>5</sup>

**1** Instituto Patagónico de Geología y Paleontología, Centro Nacional Patagónico, CONICET, Puerto Madryn, Chubut, Argentina, **2** Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina, **3** División Paleontología Vertebrados, Museo de la Plata, CONICET, La Plata, Buenos Aires, Argentina, **4** Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina, **5** Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn, Chubut, Argentina

\* [gmartinez@cenpat-conicet.gob.ar](mailto:gmartinez@cenpat-conicet.gob.ar)



 OPEN ACCESS

**Citation:** Martínez G, Dozo MT, Gelfo JN, Marani H (2016) Cranial Morphology of the Late Oligocene Patagonian Notohippid *Rhynchippus equinus* Ameghino, 1897 (Mammalia, Notoungulata) with Emphases in Basicranial and Auditory Region. PLoS ONE 11(5): e0156558. doi:10.1371/journal.pone.0156558

**Editor:** Xijun Ni, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology Chinese Academy of Sciences, CHINA

**Received:** December 24, 2015

**Accepted:** May 16, 2016

**Published:** May 27, 2016

**Copyright:** © 2016 Martínez et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

**Data Availability Statement:** All relevant data are within the paper and its Supporting Information files.

**Funding:** The authors have no support or funding to report.

**Competing Interests:** The authors have declared that no competing interest exist.

## Abstract

“Notohippidae” is a probably paraphyletic family of medium sized notoungulates with complete dentition and early tendency to hypsodonty. They have been recorded from early Eocene to early Miocene, being particularly diverse by the late Oligocene. Although *Rhynchippus equinus* Ameghino is one of the most frequent notohippids in the fossil record, there are scarce data about cranial osteology other than the classical descriptions which date back to the early last century. In this context, we describe the exceptionally preserved specimen MPEF PV 695 (based on CT scanning technique and 3D reconstruction) with the aim of improving our knowledge of the species, especially regarding auditory region (petrosal, tympanic and surrounding elements), sphenoidal and occipital complexes. Besides a modular description of the whole skull, osteological correlates identified on the basicranium are used to infer some soft-tissue elements, especially those associated with vessels that supply the head, mainly intracranially. One of the most informative elements was the petrosal bone, whose general morphology matches that expected for a toxodont. The endocranial surface, together with the surrounding parietal, basisphenoid, occipital, and squamosal, enabled us to propose the location and communication of main venous sinuses of the lateral head wall (temporal, inferior and sigmoid sinuses), whereas the tympanic aspect and the identification of a posterior carotid artery canal provided strong evidence in support of an intratympanic course of the internal carotid artery, a controversial issue among notoungulates. Regarding the arrangement of tympanic and paratympanic spaces, the preservation of the specimen allowed us to appreciate the three connected spaces that constitute a heavily pneumatized middle ear; the epitympanic sinus, the tympanic cavity itself, and the ventral expansion of the tympanic cavity through the notably inflated bullae. We hope this

study stimulates further inquiries and provides potentially informative data for future research involving other representatives of the order.

## Introduction

Notoungulata is one of the most diverse orders of South American native ungulates in terms of taxonomic and morphological diversity. Although their monophyly is broadly accepted, crucial issues as their closest living relatives are still matter of debate [1–4]. Recently, new phylogenetic analyses based on proteomic data were provided. They were the first to include representatives of the South American native ungulates and their results supported the new clade Panperissodactyla, constituted by *Toxodon* (Notoungulata), *Macrauchenia* (Litopterna) and extant Perissodactyla [5–6].

Notoungulates underwent a great adaptive radiation during the Cenozoic Era resulting in a wide range of forms, from small rodent-like representatives (e.g., Suborder Typotheria) to big rhino-like forms (e.g., Suborder Toxodontia) [7–10]. Although three suborders have been traditionally recognized, Cifelli [11] and Billet [12, 13] considered only Typotheria and Toxodontia *sensu lato* (including Isotemnidae and Homalodotheriidae) as monophyletic groups. On the other hand, Notioprogonia (basal taxa from Paleocene and Eocene) is probably paraphyletic [13, 14], and the Laurasian Arctostylopidae could represent the sister group to all notoungulates [15] (but see Kondrashov and Lucas [16, 17]).

Among the Toxodontia, the "Notohippidae" are medium sized forms known from the Casamayoran South American land Mammal age (SALMA) (early Eocene) to the "piso notohippidense" of the Santacrucian SALMA (early Miocene) [8–11, 18, 19] with a peak of diversity during the Deseadan SALMA. Because of its early tendency to hypsodonty, lophodont coronal pattern and broad muzzle of some genera, late Oligocene and Miocene species have been traditionally considered grazers [18, 20]. However, neither systematic nor paleobiology of the family are thoroughly known.

Since Roth [21] proposed the order Notoungulata based mainly on posterior cranial anatomy, a good deal of attention has been paid to basicranium and auditory region when describing any representative of the order [13, 22–33]. Besides its relevance from a systematic perspective, many soft tissue structures leave osseous impressions on basicranium. The exhaustive study of this region allows inferences on major cranial arteries and veins (that supply head mainly intracranially), elements of the nervous system (i.e., exit of cranial nerves), and soft tissue elements associated with the organs of hearing and balance [30, 34–41]. Unfortunately, except for the petrosal, the rest of the auditory region and basicranium are constituted of relatively delicate elements and they are generally poorly preserved.

Although *Rhynchippus equinus* Ameghino, 1897 [42] is one of the most common notohippids in the fossil record of Patagonia, there are scarce data about its cranial morphology other than the classical descriptions which date back to the early twentieth century [22, 24, 43]. Gabbert [29] provided new data on the basicranium and auditory region of the Toxodontia based on the genera *Pleurostylodon*, *Periphragmis*, *Puelia*, *Rhynchippus*, *Leontinia*, *Ancylocoelus*, *Scarritia*, *Homalodotherium*, *Adinotherium* and *Nesodon*. However, just some genera were figured (and not *Rhynchippus*), and no internal features were mentioned for "Notohippidae" so that the basicranial and auditory region of the family remains relatively unexplored.

In this context, the exceptionally preserved specimen MPEF PV 695 and the availability of non-invasive x-ray techniques represent an excellent opportunity to contribute to our

knowledge about the family. To that purpose, we provide a detailed and comprehensive description of the cranial morphology of the species, including previously unexplored elements of the basicranium and auditory region from a typical Deseadan "Notohippidae" from Patagonia, Argentina.

## Locality and Geological Setting

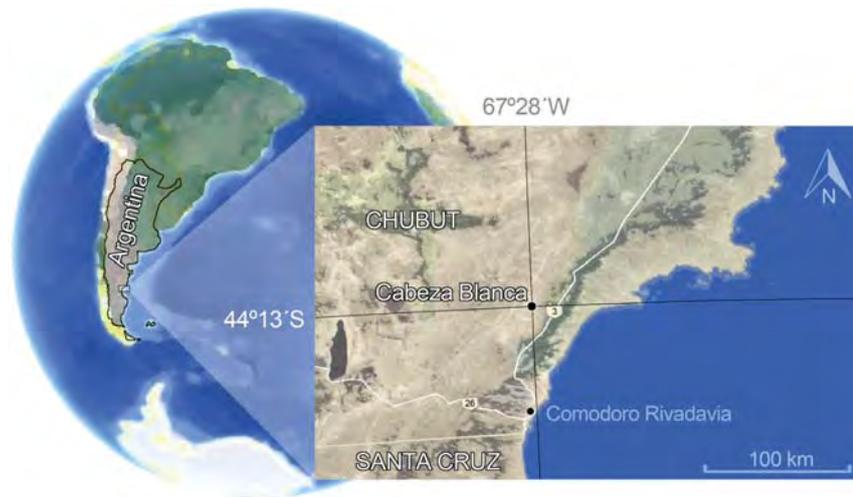
The specimen MPEF PV 695 (as most of specimens of the hypodigm) was collected in Cabeza Blanca locality, SE of Chubut Province, Escalante Department, 45° 13' S and 67° 28' W (Fig 1). It constitutes an emblematic Deseadan locality [43–46] characterized not only by its faunal richness but also by the quality of preservation of the fossils [47, 48]. Stratigraphically, the outcrop correspond to a horizontal sequence of continental (Sarmiento Formation) and marine (Chenque Formation) sediments [49, 50]. In Patagonia, the Sarmiento Formation constitutes one of the most important and representative geological units yielding Paleogene mammals, from Casamayoran to Santacrucian SALMAs [51]. At Cabeza Blanca, two biochronological units can be clearly distinguished; the basal levels with Casamayoran fauna and the overlying levels with a typical Deseadan faunal association [50].

## Materials and Methods

The studied specimen MPEF PV 695 is a nearly complete and extremely well preserved skull. It is stored in the paleontological collection of the Museo Paleontológico Egidio Feruglio in Trelew (Chubut province, Argentina). For comparative purposes, we also examined specimens of *R. equinus* from the Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina) and Field Museum of Natural History (Chicago, Illinois, U.S.A.) (Table 1). All necessary permits were obtained for the described study, which complied with all relevant regulation. Field work and fossil transportation permits were issued by the Department of Culture (Secretaría de Cultura), Government of Chubut province, Argentina. Access to private land (Estancia El Molino) was authorized by the owners. No specific permit was required for CT scanning of MPEF PV 695.

For the anatomical description, and following Wible et al. [52], we divided the skull into five cranial regions: (1) nasal-facial region and cranial roof; (2) palatal region (including dental morphology); (3) orbitotemporal region; (4) basicranium and auditory region; and (5) occiput. Regarding terminology, we employed anglicized version of Latin terms following the fifth edition of the Nomina Anatomica Veterinaria (NAV). However, alternative terminology was considered when NAV was not appropriate or when more suitable or commonly used terms were available [24, 29, 33, 36, 53, 54]. To describe dental morphology, we used terminology proposed by Madden [1990, unpublished PhD dissertation] and Billet [13]. Cranial and dental measurements also follow Madden (Tables 2 and 3; S1 Fig).

Besides classical methodological approach consisting of photographic record, specimen MPEF PV 695 was subjected to x-ray analysis. It was scanned at IDECH (helical mode) along the anteroposterior axis using a voltage of 120 kV and amperage of 30 mA. A total of 282 slices were obtained with a pixel spacing of 0.265 mm and interslice spacing of 0.8 mm. A second scan using a voltage of 140 kV and amperage of 60 mA was performed in order to get better resolution. It was restricted to the petrosal bone and a total of 96 slices were obtained for the target zone, with a pixel spacing of 0.195 mm and an interslice spacing of 0.5 mm. No other parameter was changed. In both cases, the image resolution was 512 x 512 pixels and raw scan data were exported from the scanner computer in DICOM format. Re-slicing of the data along the other two axes, visualization, digital segmentation and 3D reconstructions were performed using 3D Slicer v3.6.3 and 4.0.1.



**Fig 1. Geographic location of Cabeza Blanca locality.**

doi:10.1371/journal.pone.0156558.g001

### Institutional Abbreviations

AMNH VP, American Museum of Natural History, Vertebrate Paleontology, New York, U.S.A; CENPAT, Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Argentina; FMNH P, Field Museum of Natural History, Chicago, U.S.A; IDECH, Instituto de Diagnóstico del Este del Chubut, Puerto Madryn, Argentina; MACN A, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ameghino Collection, Buenos Aires, Argentina; MNHN-F-BRD, Brazil fossil collection of Muséum national d’Histoire naturelle, Paris, France; MLP, Museo de La Plata, Departamento de Paleontología de Vertebrados, La Plata, Argentina; MPEF PV, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Paleontología de Vertebrados, Trelew, Argentina.

### Results

#### Systematic Paleontology

- Mammalia Linnaeus, 1758 [55]
- Laurasiatheria Waddell et al., 1999 [56]
- Panperissodactyla Welker et al., 2015 [5]
- Notoungulata Roth, 1903 [21]
- Toxodontia Owen, 1853 [57]
- “Notohippidae” Ameghino, 1895 [58]

**Table 1. Specimens examined for comparative purposes.**

Specimen number	Description
MACN A 52–31	Mandible with broken ascending rami and complete dentition, fragment of left premaxilla and maxilla with left I1–M3, and isolated right M3
MACN A 52–49	Anterior portion of skull with complete dentition, except for left C (absent) and broken right I2
MACN A 52–59	Partial skull with right and left C-M3 series
FMNH P13410	Complete skull and mandible
FMNH P13420	Partial skull with complete dentition, except for right P1

doi:10.1371/journal.pone.0156558.t001

**Table 2. Cranial measurements of MPEF PV 695.** Scheme of measurements provided in [S1 Fig](#).

Measurement	Value (mm)
Total length (acrocranium to prosthion) (1)	219.00
Nasal length (2)	84.30
Anterior facial width (3)	27.17
Interorbital width at the anteriormost point of the orbital rim (4)	67.30
Maximum frontal width (5)	77.14
Bizygomatic width (6)	122.50
Braincase width at the postorbital constriction (7)	37.35
I1-M3 length measured parallel to palate midline (8)	118.61
Palatal length (9)	117.10
Braincase length (10)	96.51
Muzzle width at posterior alveolar border of I3 (11)	27.92
Length of the premolar row (12)	61.69
Length of the molar row (13)	56.48
Palatal width at distal border of P1 alveoli (14)	26.09
Palatal width at distal border of P4 alveoli (15)	39.63
Palatal width at distal border of M3 alveoli (16)	69.02
Length of zygomatic arch (17)	88.33
Occipital width at the base of the paraoccipital processes (18)	68.15
Occipital height (opisthion to acrocranium) (19)	44.25
Minimum supraoccipital width (20)	36.93
Maximum supraoccipital width (21)	48.84
Intercondylar width (22)	42.20
Occipital condyle width (23)	12.24
Maximum width of foramen magnum (24)	21.43
Maximum diameter of the occipital condyle (25)	20.13

doi:10.1371/journal.pone.0156558.t002

*Rhynchippus* Ameghino, 1897 [42]

**Type species.** *Rhynchippus equinus* Ameghino, 1897 [42]

**Included taxa.** *Rhynchippus equinus* Ameghino, 1897 [42]; *Rhynchippus pumilus* Ameghino, 1897 [42]; *Rhynchippus brasiliensis* Soria & Alvarenga, 1989 [59]. *Rhynchippus medianus* Ameghino, 1901 [60], is considered by Patterson (unpublished catalogue, see complete reference in [19]) a synonym of *R. pumilus*.

**Geographic and stratigraphic distribution.** Argentina (several Patagonian localities), Brazil (Taubate) and Bolivia (Salla). Deseadan SALMA (late Oligocene).

**Emended diagnosis of the genus.** The genus is distinguished by the following combination of characters: rounded dental arcade, similar to *Mendozahippus fierensis* and *Eurygenium pacegnum*, narrower than *Eurygenium latirostris* and clearly different from the transverse dental arcade of *Pascualihippus boliviensis*; triangular palate wider than *M. fierensis* and without the constriction exhibited by *P. boliviensis* and, to a lesser extent, by *E. pacegnum* and *E. latirostris*; two conspicuous incisive foramina on premaxillae at the anterior portion of palate; narrower and more elongate nasals compared to *Eurygenium*, with a slight constriction at the middle portion, similar to *M. fierensis*; robust and posteriorly directed postorbital processes; sagittal crest less developed than *E. latirostris* and shorter than *M. fierensis*; nuchal crest posteriorly projected; upper incisors decreasing in size from I1 to I3: C smaller than I3 and P1; upper premolars increasing in size from P1 to P4; high mesiolingual cingulum in upper premolars, similar to *Pascualihippus*; rhomboidal upper molars in occlusal view; central fossette

**Table 3. Dental measurements of MPEF PV 695.** MD, mesiodistal diameter; EL, ectoloph length; LD, labiolingual diameter; PL, protoloph length; MDL, mesiodistal diameter measured along the lingual edge in occlusal view (Not considered by Madden [1990, unpublished PhD dissertation]); LDP, labiolingual diameter measured posteriorly, at the distal edge in occlusal view (Not considered by Madden [1990]); LCF, length of central fossette; LPCF, length of labial projection of central fossette. Scheme of measurements provided in [S1 Fig](#).

Dental piece	Measurements (mm)							
	MD	EL	LD	PL	MDL	LDP	LCF	LPCF
Right I2	9.43	-	6.87	-	-	-	-	-
Left P1	8.00	-	9.53	-	-	-	3.33	-
Left P2	10.23	-	13.20	-	-	-	4.78	-
Right P2	10.66	-	13.14	-	-	-	5.35	-
Left P3	10.77	-	14.41	-	-	-	6.53	-
Right P3	11.11	-	14.15	-	-	-	5.85	-
Left P4	14.51	-	16.25	-	-	-	8.83	-
Right P4	13.22	-	15.81	-	-	-	8.88	-
Left M1	-	19.31	-	17.76	15.12	15.10	13.92	2.78
Right M1	-	18.58	-	17.87	14.71	14.17	13.38	2.15
Left M2	-	24.87	-	18.96	16.80	11.23	13.08	2.30
Right M2	-	24.04	-	19.63	16.87	12.61	13.57	2.16
Left M3	-	19.50	-	16.35	9.38	9.99	9.87	-
Right M3	-	19.59	-	15.09	10.33	9.68	11.48	-

doi:10.1371/journal.pone.0156558.t003

opened lingually in M2-3 that eventually closes by wear in M2; convex labial face of lower incisors; well marked lingual cingulum in lower incisors, usually erased by wear; incisive-like lower canines with lingual cingulum; talonid much longer than trigonid and separated by a conspicuous labial enamel fold; meta-entoconid and ento-hypoconid folds on talonid that become fossettids and eventually disappear with wear. The diagnosis provided here is based on the original [42] and adapted to incorporate a more accurate and updated terminology.

### *Rhynchippus equinus* Ameghino, 1897

No holotype was selected from the type series in the original publication [42]. Although not formally designated, the specimen MACN A 52-31 (mandible with broken ascending rami and complete dentition, fragment of left premaxilla and maxilla with left I1-M3, and isolated right M3) was referred as lectotype by Patterson in his unpublished catalogue (see complete reference in [19]). However, since the catalogue was not published, a valid designation of a lectotype is still pending for this taxon, which is beyond the scope of this paper.

**Referred material.** MPEF PV 695, almost complete skull with left P1-M3 and right I2, P2-M3.

**Geographic and stratigraphic provenance.** The specimen MPEF PV 695 comes from Cabeza Blanca locality (Chubut Province, Argentina), middle section of Sarmiento Formation, Deseadan SALMA, late Oligocene [50].

**Emended diagnosis of species.** The species is distinguished by the following combination of characters: central fossette on upper molars anteriorly bifurcated, different from *R. pumilus* and *R. brasiliensis*, body size considerably larger than *R. pumilus* and *R. brasiliensis*; humerus with a small epicondyle; supratrochlear fossa (moderately excavated) and anconeal fossa (well excavated) connected by a conspicuous fenestra; femur with small head and short neck; pit for the rounded ligament on the posterior side of the femur head; strong and roughened greater trochanter; prominent lesser trochanter under the head of the femur; third trochanter

projecting at mid-shaft level; tibia and fibula slightly longer than femur and fused on the proximal portion; tridactyl front and hind limbs.

### Description of the new specimen

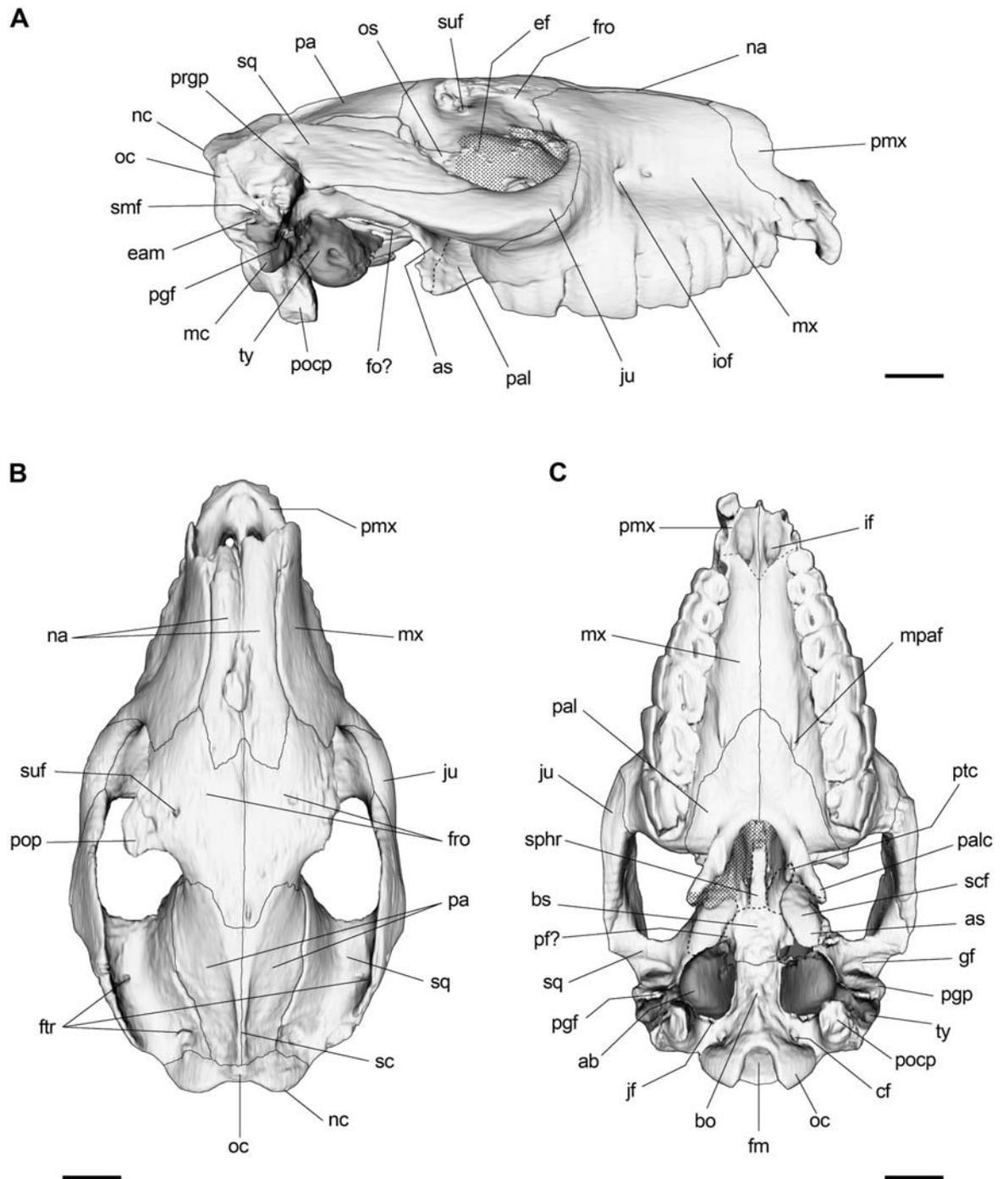
The specimen MPEF PV 695 represents one of the best preserved specimens of *R. equinus*. The nearly complete skull belongs to an adult specimen, inferred based on the fully erupted permanent dentition and wear stage. A remarkable aspect regarding general morphology of the skull is narrower at the level of the anterior root of zygomatic arch compared to *Eurygenium* and *Pascualihippus*. This, along with the narrower muzzle, gives *R. equinus* a much more slender appearance when viewed dorsally.

**Nasal-facial region and cranial roof.** Premaxillae represent the anteriormost portion of the snout and constitute the base and the lateral margins of the nasal aperture. The premaxillary-maxillary suture runs from the distal part of the canine alveoli to join the lateral margin of the nasal, approximately at the level of the P3-P4 contact and assuming an S-shape course when viewed laterally. The nasals are narrow and elongate. Although they are anteriorly damaged, we can clearly appreciate that they contact the ascendant processes of the premaxillae, particularly in the better preserved right nasal. They present a slight constriction at the level of the M2 and their maximal width is registered just anteriorly to the nasofrontal suture, similar to that described for *M. fierensis* [61] and in contrast to the wider nasals of *E. latirostris*. The posteriormost extremity of the nasals extends beyond the anterior orbital rim and they are separated by the nasal processes of the frontals, giving the nasofrontal suture a W-shape, a condition also mentioned for *M. fierensis* [61] (Fig 2A and 2B).

The maxillae constitute much of the snout, nearly all the lateral wall of the high nasal cavity and contributes to a large portion of the secondary palate. The large and slightly oval infraorbital foramen is located at the level of the M1-2 contact and corresponds to the anterior opening of the short infraorbital canal for the passage of the infraorbital artery, vein and nerve [62]. The posterior opening of the infraorbital canal is a large and almost circular foramen at the anterior apex of the orbit below the lacrimal.

The frontals are relatively short, flat and laterally projected by the posteriorly directed postorbital processes, which are pierced by the supraorbital canal, passage of the supraorbital nerve and vessels. The ventral openings of the supraorbital canals are situated ventral to the postorbital processes on the orbital roof. About halfway between the dorsal and orbital openings, the supraorbital canals are in communication with the frontal sinuses or the diploic space. The frontal crests are just insinuated, different from the more accentuated frontal crests of *M. fierensis* and *E. latirostris*. They run posteromedially from the postorbital processes and converge to form the sagittal crest, which is less developed than in *E. latirostris* and shorter than in *M. fierensis* (Fig 2B).

The posterior cranial roof is constituted mainly by the slightly convex parietals, anteriorly separated by the posterior processes of the frontals. Posterior to the postorbital processes there is a constriction (the postorbital constriction) that coincides (intracranially) with the anterior extent of the frontal lobe [63]. This constricted portion is short (as in *M. fierensis*) and quite different from the more accentuated and anteroposteriorly elongated constricted portion of *E. latirostris*. Posteriorly, the interparietal suture runs along the sagittal crest until reaching the supraoccipital-parietal suture. Although interparietals cannot be distinguished, MacPhee [33] suggested that these elements are probably present in Notoungulata. The apparent absence of these elements in MPEF PV 695 could be due to their early fusion to surrounding elements during cranial ontogeny.



**Fig 2. 3D reconstruction of the skull of *R. equinus* (MPEF-PV 695).** (A) Lateral view. (B) Dorsal view. (C) Ventral view. Anatomical abbreviations: ab, auditory bulla; as, alisphenoid; bo, basioccipital; bs, basisphenoid; cf, condylar foramen; eam, external auditory meatus; ef, ethmoidal foramen; fm, foramen magnum; fo, foramen ovale; fro, frontal; ftr, foramina of temporal region; gf, glenoid fossa; if, incisive foramen; iof, infraorbital foramen; jf, jugular foramen; ju, jugal; mc, meatal crest; mpaf, major palatine foramen; mx, maxilla; na, nasal; nc, nuchal crest; oc, occipital; occ, occipital condyle; os, orbitosphenoid; pa, parietal; pal, palatine; palc, palatine crest; pf, piriform fenestra; pgf, postglenoid foramen; pgp, postglenoid process; pmx, premaxilla; pocp, paraoccipital process; pop, postorbital process; prgp, preglenoid process; ptc, pterygoid crest; sc, sagittal crest; scf, scaphoid fossa; smf, suprameatal foramen; sphr, sphenoidal rostrum; sq, squamosal; styf, stylomastoid foramen; suf, supraorbital foramen; ty, tympanic. Scale bar equals 2 cm.

doi:10.1371/journal.pone.0156558.g002

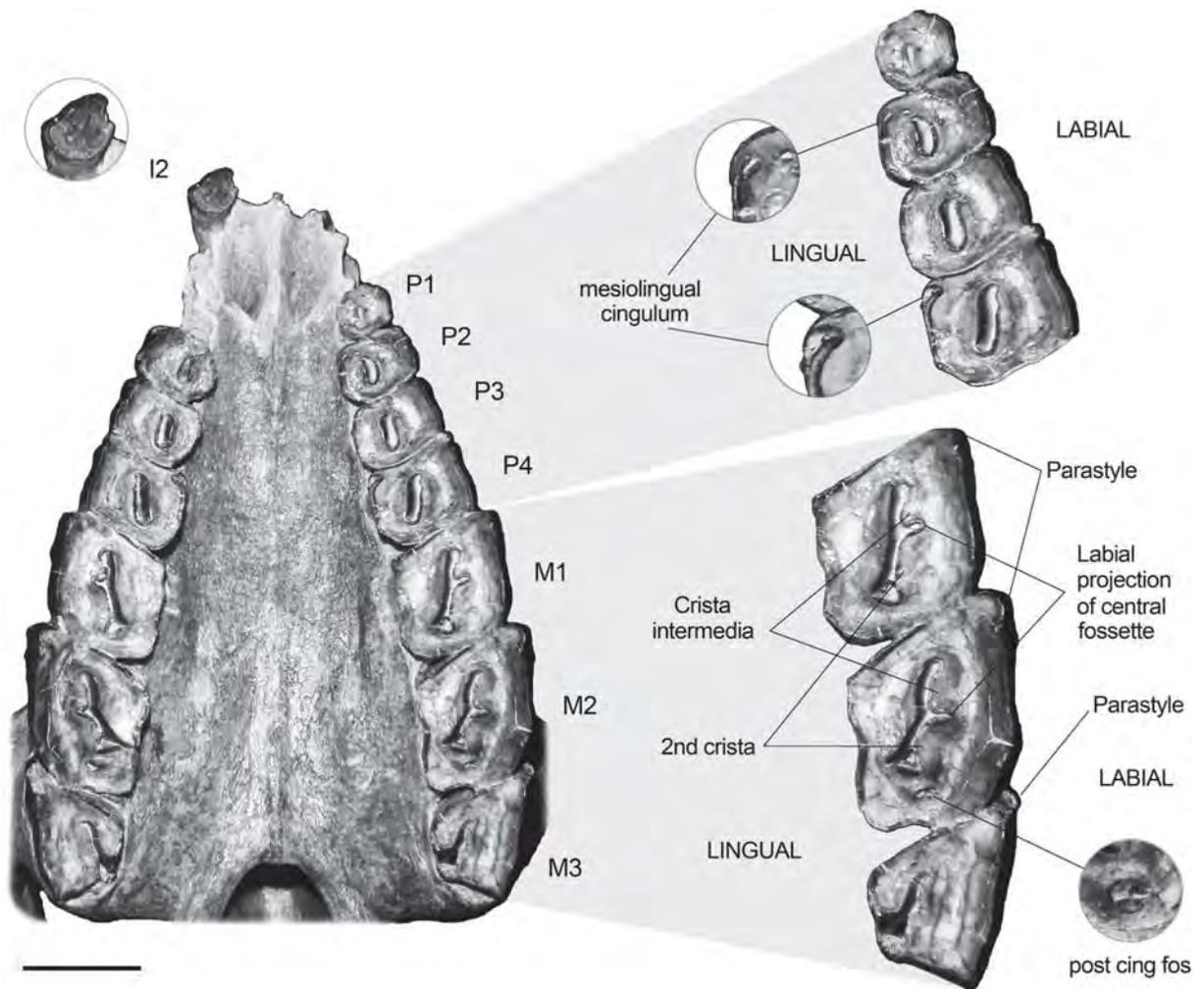
The posterior root of the squamosals contributes to the posterolateral cranial roof and constitutes the bony shell that encloses the epitympanic sinuses. A couple of vascular foramina associated with the temporal sinus can be seen at the base of the zygomatic arch and near its contact with the occipital when viewed dorsally (Fig 2B). The zygomatic process of the squamosal extends anteriorly, over the posterior part of the jugal and contributes to the laterally compressed zygomatic arch. The zygomatic arches run obliquely from the base of the orbital rim so that the glenoid fossa is located well above the orbital floor. This transversely elongated fossa is preceded by a moderately developed preglenoid process and posteriorly limited by the postglenoid (or retroarticular) process. Posteriorly, the dorsal crest of the zygomatic arches is continuous with the nuchal crest (Fig 2A and 2B).

When viewed laterally, the dorsal cranial midline is smoothly convex and the maximal height is measured at the level of the postorbital processes, in contrast to the straight dorsal profile of *M. fierensis* and *E. latirostris*. The orbits are almost circular and posteriorly opened. Ventral to the orbital rim, a moderately marked facial crest is distinguishable. The maxillary-jugal suture runs ventrally from the anteriormost point of the orbital rim and turns posteriorly accompanying the facial crest that is continuous with the ventral edge of the zygomatic arch. As already mentioned, the moderately lateral expansion of the anterior root of the zygomatic arches of *Rhynchippus* represents one of the most striking differences when compared to *Eurygenium* or *Pascualhippus*, whose anteriorly widened zygomatic arches gives those genera a more robust appearance.

**Palatal region and dental morphology.** As mentioned in the diagnosis, a "U-shaped" dental arcade is evident when viewed ventrally, in contrast to the broader dental arcade of *E. latirostris* and the almost straight dental arcade of *P. boliviensis*. The palate is triangular, different from the narrower palate of *M. fierensis* in which molar rows are almost parallel. Anteriorly, the most distinctive aspect of the palate is the notably large incisive foramina in comparison to *E. latirostris*, *P. boliviensis*, *E. pacegnum* and *M. fierensis* (in the last two species the incisive foramina are somewhat difficult to observe because of poor preservation of specimens in that region). They are anteriorly directed and separated by a small crest on the sagittal plane. The dorsal apertures of the incisive canals are visible on the floor of the nasal cavity. Posteriorly on the palate, the major palatine foramina (anterior openings of the posterior palatine canals) are clearly distinguishable on the maxillary-palatine suture (or even just anterior to the suture) at the level of the M2 (Fig 2C). These foramina open anteriorly into the palatine sulcus, which runs forward and parallel to the medial suture up to the level of the M1. The caudal palatine foramina (posterior opening of palatine canals) open on the orbital floor, just lateral to the medial wall into a groove so that they are not visible when viewed laterally (see below).

Regarding dental morphology (Fig 3), the specimen MPEF PV 695 shows a continuous tooth row (no diastema) and the typical lophodont morphology that characterizes the Toxodontia. The right I1, I3–P1 and left I1–C are not preserved in the specimen. In the original diagnosis, Ameghino [42] mentioned that *R. equinus* possesses a more distinctive difference in width between I1 and I3 than *R. pumilus*. Although neither I1 nor I3 are preserved in MPEF PV 695, we failed to recognize such difference on other specimens of the hypodigm. The only incisor (right I2) does not exhibit the longitudinal furrow mentioned by Loomis [43]. However, because occlusal morphology is usually obscured by wear, it is possible (and expectable) that the furrow had been completely erased in MPEF PV 695.

Due to their curvature, the incisors are moderately procumbent at the base but perpendicular to the plane of palate at the top. Premolars are almost quadrangular in occlusal view, except for P1 which is almost circular and notably smaller than P2. They increase in size from P1 to P4 and present a mesio-distally elongated central fossette, which runs almost parallel to the labial side of the tooth in P1–3, and obliquely in P4. The P2 and P4 show a mesiolingual



**Fig 3. Palate and upper dentition of *R. equinus* (MPEF-PV 695).** Scale bar equals 2 cm.

doi:10.1371/journal.pone.0156558.g003

cingulum. However, it is difficult to recognize a constant morphology of this feature when examining other specimens of the hypodigm. Some of them (e.g., MACN A 52–31) exhibit a mesiolingual fossette, others (e.g., MACN A 52–49) show a mesiolingual enamel infolding, and others (e.g., MACN A 52–59, FMNH P13420) present a mesiolingually opened central fossette. This variable morphology is probably related to different wear stages, as Loomis [43] mentioned when describing occlusal morphology of incisors. In the specimen described here, a mesiolingual fossette is visible on P2, no cingulum on P3, and a mesiolingual enamel infolding in P4 (Fig 3).

Molars are markedly rhomboidal in occlusal view due to the more developed paraloph, accentuated by the presence of a moderately developed parastyle. In specimen MPEF-PV 695, the central fossette of M1 and M2 shows a labial projection that divides the lingual side of the ectoloph into a crista intermedia (mesially) and a “second crista+crochet” (distally), following terminology of Billet [13]. However, this morphology seems to vary with wear, since the bifurcation of the central fossette is hardly distinguishable in specimens with more advanced wear stages (e.g., MACN A 52–31 and MACN A 52–49). Posterior to the central fossette, a small

fossette (probably the postcingulum fossette) is distinguishable in the M2. The presence of this fossette also seems to be subjected to different wear stages. Similar to FMNH P13410 and different from the other specimens of the hypodigm mentioned above, the M3 is smaller than M1 and M2 because of the less development of the protoloph and a heavily reduced metaloph due to the distolingual opening of the central fossette. Although such difference seems to be explained by wear, intra-specific variability should not be discarded.

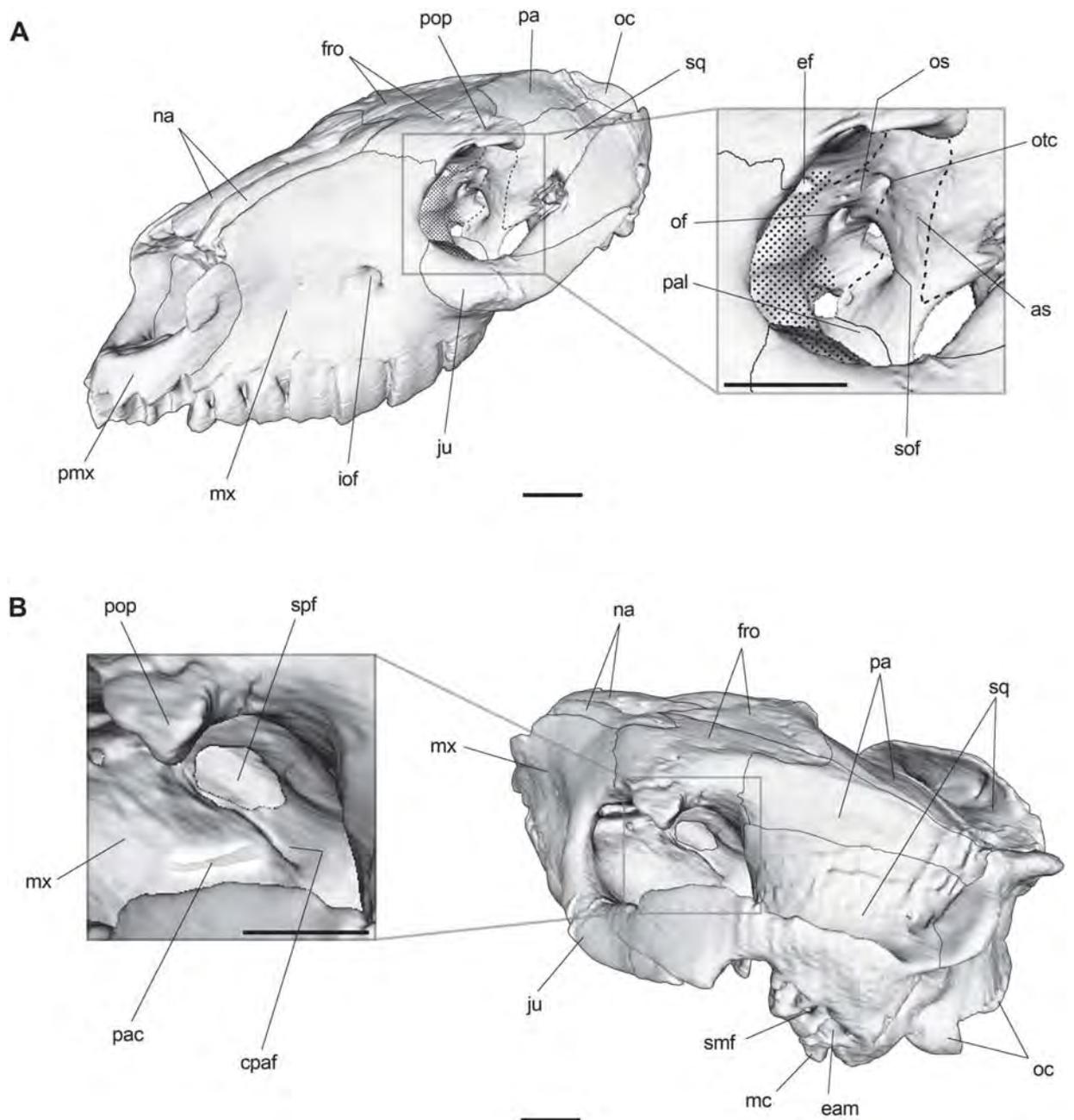
**Orbitotemporal region.** The orbitotemporal region of the specimen MPEF PV 695 is mostly well preserved, except for the anterior portion of the orbital wall, which is somewhat decayed on both sides so that sutures are not distinguishable. The lacrimal seems to be exclusively confined to the antorbital rim (there is no evidence of facial exposure) and the single, circular lacrimal foramen (not shown) is visible dorsal to the orbital aperture of the infraorbital canal when viewed posteriorly. The aforementioned suture obliteration impeded us from determining whether or not the lacrimal contacts the palatine preventing the frontal from reaching the maxilla. The ventral openings of the supraorbital canals are located high on the orbital wall just below the postorbital processes.

Posteroventrally, frontal contacts the dorsal margin of the rather triangular orbitosphenoid. Although the anterior extension of orbitosphenoid is difficult to appreciate, it probably reaches the posterior edge of the sphenopalatine foramen (Fig 4B). This large roughly oval opening is located anteroventrally on the orbital wall just above the posterior opening of the palatine canals, and transmits the sphenopalatine nerve, artery and vein. Posteriorly on the orbitosphenoid, the optic foramen (for the optical nerve and associated vessels) can be appreciated. Anterodorsal to the optic foramen, there is a small foramen interpreted as the ethmoidal foramen (Fig 4A).

The sphenorbital fissure is a large, oval forwardly directed opening on the back of the orbital fossa, posteroventral to the optic foramen. It probably conveys the oculomotor (III), trochlear (IV) and abducens (VI) nerves, and the ophthalmic (V1) and maxillary (V2) branches of the trigeminal (V) nerve. The orbitotemporal foramen is located dorsal to sphenorbital fissure and constitutes the orbital opening of the orbitotemporal canal, which accommodates the orbitotemporal artery and vein. These foramina are anteriorly limited by the posterior margin of the orbitosphenoid and posteriorly limited by the anterior margin of the ascending process of the alisphenoid (Fig 4A).

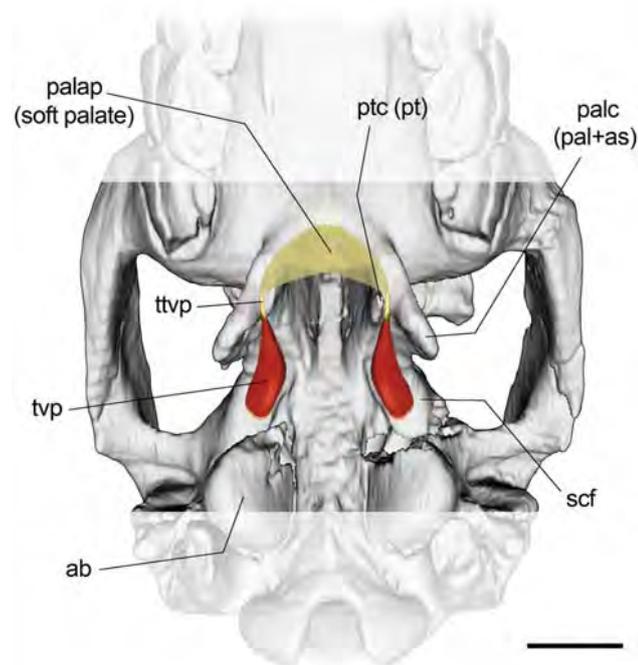
**Basicranium and auditory region.** The basicranium comprises the posterior cranial floor, between the choana and the occiput. Osteologically, it is formed by the posterior portion of the palatine, pterygoid and sphenoid, plus the tympanic and petrosal bone. The sphenoid (or sphenoidal complex) results from the partial or total fusion of a couple of elements that constitute an irregularly shaped bone. Except for the orbitosphenoid (which is exclusively confined to the orbital wall), the remaining elements (presphenoid, alisphenoid and basisphenoid) largely contribute to the basicranium.

At the level of the choanae, the pterygoid (medial) and palatine (lateral) crests are distinguishable. Between them, and based on the specimen MLP 67-II-27-27 of *Puelia* sp., Gabbert [29] described a fossa (scaphoid fossa) interpreted as the origin of the tensor veli palatini (Fig 2C). According to her, this morphology requires the tendon of the tensor veli palatini to split the hamulus instead of passing laterally as observed in extant ungulates. However, Billet et al. [64] argues that Gabbert misidentified the pterygoid on the specimen MLP 67-II-27-27. According to him, what Gabbert identified as pterygoid was actually an extension of the palatine which, together with alisphenoid, constitutes the palatine crest. The arrangement exhibited in the specimen MPEF PV 695 supports Billet's observation, i.e., an external crest constituted by palatine and alisphenoid, and a less developed medial crest constituted by pterygoid. Under this scenario, the tendon of the tensor veli palatini would not split the pterygoid hamulus (as



**Fig 4. 3D reconstruction of *R. equinus* (MPEF PV 695) and detail of the orbitotemporal region.** (A) Skull oriented to show foramina on the posterior orbital wall. (B) Skull oriented to show the sphenopalatine foramen and caudal palatine foramen. Maxilla in B rendered partially semitransparent to show the palatine canal. Anatomical abbreviations: as, alisphenoid; cpaf, caudal palatine foramen; eam, external auditory meatus; ef, ethmoidal foramen; es, epitympanic sinus; fro, frontal; iof, infraorbital foramen; ju, jugal; mc, meatal crest; mx, maxilla; na, nasal; oc, occipital; of, optic foramen; os, orbitosphenoid; otc, orbitotemporal canal; pac, palatine canal; pmx, premaxilla; pop, postorbital process; smf, suprameatal foramen; sof, sphenorbital fissure; spf, sphenopalatine foramen; sq, squamosal. Scale bar equals 2 cm.

doi:10.1371/journal.pone.0156558.g004



**Fig 5. Hypothetical reconstruction of tensor veli palatini muscle and tendon in *R. equinus* (MPEF PV 695).** Anatomical abbreviations: ab, auditory bulla; as, alisphenoid; pal, palatine; palap, palatine aponeurosis; palc, palatine crest; pt, pterygoid; ptc, pterygoid crest; scf, scaphoid fossa; ttvp, tendon of tensor veli palatini muscle; tvp, tensor veli palatini muscle. Scale bar equals 2 cm.

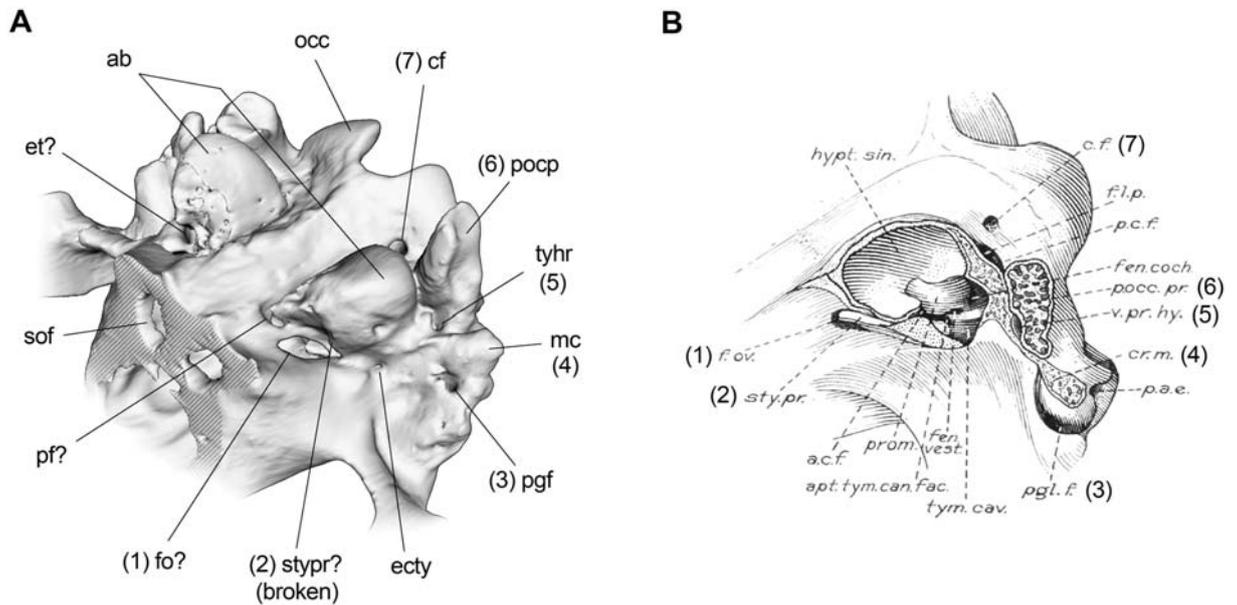
doi:10.1371/journal.pone.0156558.g005

argued by Gabbert). Instead, the tendon would pass laterally, between the pterygoid and palatine crests (Fig 5). This does not challenge her functional interpretation about the origin of tensor veli palatini muscle on the scaphoid fossa and the course of the tendon between the crests (regardless of the osseous origin).

Flanked by the palatine and pterygoid, the sphenoidal rostrum is exhibited as a longitudinal spine on the choanal roof when viewed ventrally. Posteriorly, the rather trapezoidal basisphenoid can be seen, laterally limited by the alisphenoids. However, the limits of these elements are barely distinguishable because of suture obliteration (Fig 2C). Endocranially, the basisphenoid exhibits a concave surface that constitutes the hypophyseal fossa of the sella turcica. The posterior margin of the basisphenoid contacts the basioccipital at level of the anterior extent of the auditory bullae.

As mentioned by Klaauw [65], the general term auditory bulla is preferred instead of the more restricted tympanic bulla (in mammals, other elements apart from tympanic bone can constitute the auditory bullae). In MPEF PV 695, the auditory bullae are well inflated so that they are clearly visible when viewed ventrally and laterally (Fig 2). They are ovoid in shape but slightly teardrop-shaped when compared to that of *M. fierensis*. The left bulla (anteriorly broken) allows us to observe the presence of cancellous bone tissue that thickens the wall, similar to that of other notoungulates (i.e., *Pseudotypotherium pseudopachygnathum* and *Protypotherium australe*) figured by Patterson [24] and described as a common character for toxodontians [29].

A barely distinguishable flange can be observed anterolaterally on the less deteriorated right bulla. This structure probably constitutes the base of the styliiform process, another common feature among Toxodontia [22]. Enclosed between the styliiform process and the basisphenoid,



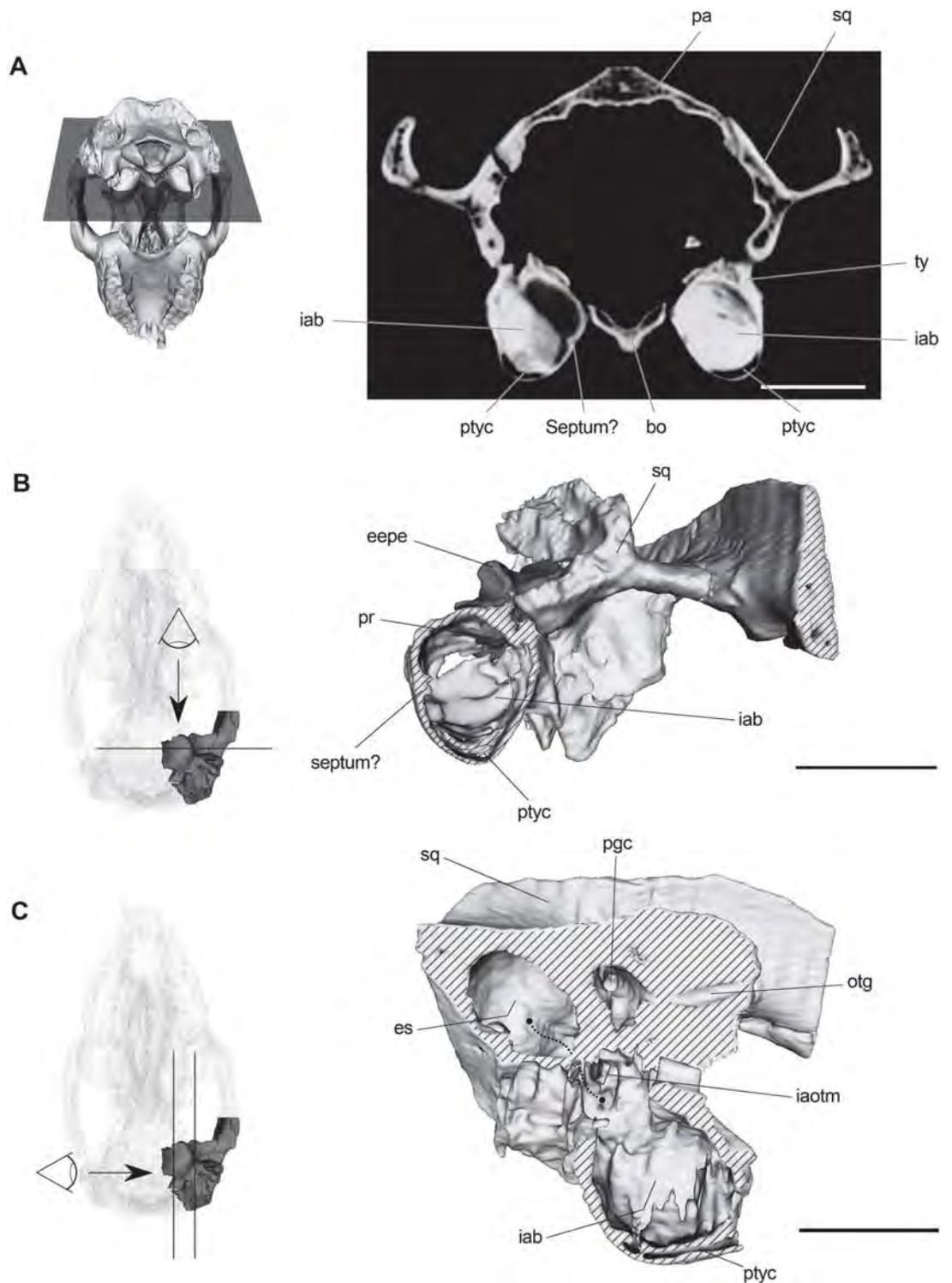
**Fig 6. Posterior basicranial region of *R. equinus* (MPEF PV 695) and *Nesodon imbricatus* (FMNH P13105).** (A) 3D reconstruction of *R. equinus*. (B) Illustration of *N. imbricatus* taken and adapted from Patterson [24]. Numbers in parenthesis indicate same structures in A and B. Anatomical abbreviations: ab, auditory bulla; cf, condylar foramen; ecty, exit for chorda tympani nerve; et, eustachian tube; fo?, foramen ovale?; mc, meatal crest; occ, occipital condyle; pf?, piriform fenestra?; pgf, postglenoid foramen; pocp, paraoccipital process; sof, sphenorbital fissure; stypr?, styliform process?; tyhr, tympanohial recess. Not to scale.

doi:10.1371/journal.pone.0156558.g006

there is a conspicuous groove probably associated with the auditory (Eustachian) tube that opens dorsally into the tympanic cavity, between the tympanic and petrosal (Fig 6A). We also include in Fig 6 a restored version of an illustration taken from Patterson [24] of the specimen FMNH P13105 of *Nesodon imbricatus* (Fig 6B) in order to facilitate comparisons avoiding misinterpretations due to terminological issues. Although there is an illustration of the specimen FMNH P13410 of *R. equinus* [22], we chose the one of *N. imbricatus* because it was more detailed regarding structures that we are referring to.

Interiorly, CT slices show that both auditory bullae are filled with sediment (Fig 7A). However, digital removal of sediment allowed us to recognize some internal structures. A crest (vestiges of a septum?) that runs anteroposteriorly along the medial wall of the left auditory bulla can be observed (Fig 7A and 7B). That condition could not be verified in the right bulla because it is completely filled with sediment and no internal structures are distinguishable. The presence of a septum partially dividing the tympanic cavity among notoungulates (and some considerations regarding its composition) will be discussed below. Ventrally on the posterior region of both bullae, a kind of “flattened” cavity can be observed (Fig 7), although its connection with the middle ear cavity cannot be distinguished.

Dorsally on the tympanic cavity, the aperture of the ossified tubular auditory meatus is hardly visible on the 3D reconstruction (Fig 7C). It seems to be located dorsolaterally, just below the pneumatic foramen that connects the tympanic cavity with the epitympanic sinuses. Despite the lack of detail on that region because of presence of sediment, the ossified tubular auditory meatus does not seem to protrude into the tympanic cavity. Epitympanic sinuses are not rare among mammals and are particularly developed in Notoungulata, associated with a significant pneumatization of the middle ear [21].



**Fig 7. Tympanic cavity and paratympanic spaces of *R. equinus* (MPEF PV 695).** (A) CT slice at the level of tympanic bullae. (B) Left tympanic bulla transversally sectioned to appreciate internal morphology. (C) Squamosal + left tympanic bulla parasagittally sectioned to appreciate internal morphology of tympanic cavity and epitympanic sinus. Schemas on the left indicate orientation and cut planes. Striped areas represent cut surfaces. Dotted line in C shows the connection between tympanic cavity and epitympanic sinus via the foramen pneumaticum. Anatomical abbreviations: bo,

basioccipital; eepe, endocranial exposure of petrosal; es, epitympanic sinus; iab, interior of auditory bulla; iaotm, internal aperture of the ossified tubular meatus; otg, orbitotemporal groove; pa, parietal; pgc, postglenoid canal; pr, promontory of petrosal; ptyc, paratympanic cavity; sq, squamosal. Scale bar equals 2 cm.

doi:10.1371/journal.pone.0156558.g007

In MPEF PV 695, the epitympanic sinuses are subspherical and their size and location determine the posterior expanded morphology of the squamosals, the only elements that constitute the epitympanic theca (term proposed by MacPhee [33] to refer to the bony covering of epitympanic sinus). As mentioned above, epitympanic sinuses are anteroventrally connected to the epitympanic recess via a pneumatic foramen (aditus) on the roof of the tympanic cavity, dorsal to the internal aperture of the ossified tubular auditory meatus [24, 29].

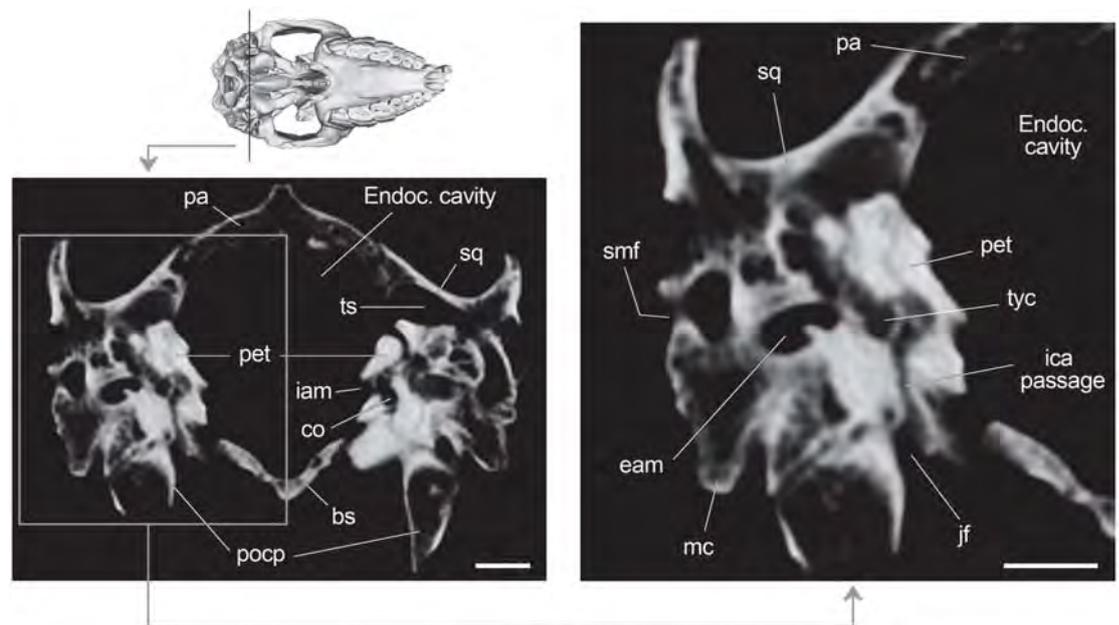
Externally, a series of foramina can be seen on the periphery of the bullae. Although some of them are not strictly associated with an auditory function, they are located on the tympanic bone (or surrounding elements) and we consider appropriate to describe them here. Posterior to the scaphoid fossa and anterior to the auditory bullae, the exit of the mandibular branch of the trigeminal nerve (V3), nerves of the pterygoid canal and any derivative of the internal carotid artery, are observed ("sphenotympanic fissure" *sensu* Gabbert [29, 66]). Although first morphological interpretation of this fissure based on the endocast of MPEF PV 695 [63] was in agreement with Gabbert [29], a reexamination of the specimen has raised some doubts concerning its morphology. After a closer inspection, the fissure seems to be divided by a delicate strip of bone into an anterior fenestra and a posterodorsal fissure (unfortunately, this portion is broken on the left side of the skull).

Following a positional criterion, we tentatively identified the anterior fenestra as the piri-form fenestra and the posterodorsal opening as the foramen ovale (Figs 2A and 6A). A similar condition was recently described by Cerdeño and Vera [67] for the Leontiniidae *Gualta cuyana*, in which the authors recognize the presence of the foramen lacerum medium and foramen oval, instead of the sphenotympanic fissure mentioned by Gabbert [29] for *Toxodontia*. However, we are unable to determine accurately the identity of those foramina until better preserved *Toxodontia* and comparative anatomical descriptions provide evidence for stronger interpretations. Posterodorsally, a small foramen that we tentatively associate to the exit of the chorda tympani, can be distinguished (Fig 6).

The jugular foramen is visible posterior to the auditory bulla, anteromedial to the paraoccipital process and anterolateral to the condylar foramen (Fig 2C). This transversally elongated foramen transmitted the glossopharyngeal (IX), vagus (X) and accessory (XI) nerves, and sigmoid and inferior petrosal sinuses that join to form the internal jugular vein. A carefully examination of slices reveals the presence of a duct that connects the extracranial space (at the level of the jugular foramen) with the tympanic cavity (Fig 8). This canal could be for the passage of the internal carotid artery (ICA), as mentioned by Patterson [24] for *Toxodontia* (see [discussion](#) section).

On the posterior face of the postglenoid (or retroarticular) process, the suprameatal foramen (oval in cross section) is clearly visible (Fig 9). This foramen conveys the suprameatal vein that receives branches that drain the temporal region (through the temporal foramina) and vessels associated with the temporal (superior petrosal) sinus. The suprameatal canal is ventrally connected to the postglenoid canal that opens posteriorly to the glenoid fossa (Fig 6) and conveys the capsuloparietal emissary vein (Fig 9B and 9C).

The external auditory meatus (circular in cross section and posterolaterally oriented) can be seen posteriorly and slightly ventral to the suprameatal foramen. It is anteroventrally limited by the meatal crest (tympanic) and posterodorsally by the squamosal. The meatal crest can be more precisely described as a bulge originating from the anteroventral margin of the external



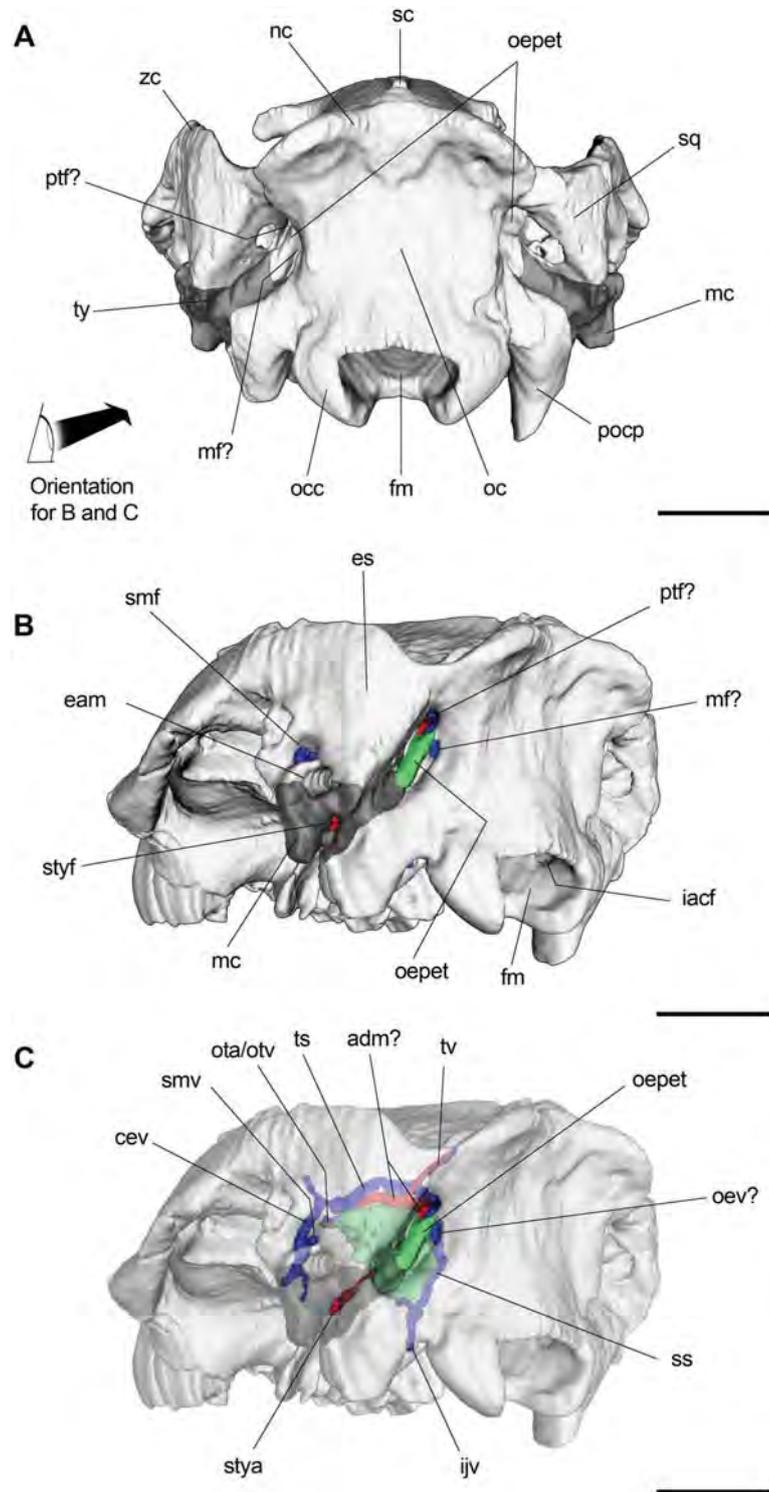
**Fig 8. Axial CT slice of *R. equinus* (MPEF PV 695) at level of the jugular foramen.** Anatomical abbreviations: bs, basisphenoid; eam, external auditory meatus; ica, internal carotid artery; jf, jugular foramen; mc, meatal crest; pa, parietal; pet, petrosal; pocp, paraoccipital process; smf, suprameatal foramen; sq, squamosal; ts, temporal sinus; tyc, tympanic cavity. Scale bar equals 1 cm.

doi:10.1371/journal.pone.0156558.g008

auditory meatus instead of a crest strictly defined. Posteriorly, the stylomastoid foramen is clearly visible between the posterior margin of the meatal crest and the anterior margin of the posttympanic process (Fig 9B and 9C). It conveys the facial nerve (VII) and probably the stylomastoid artery, an anastomosis (frequently observed among mammals) that irrigates the stapedial muscle, the posterior region of tympanic cavity and sometimes part of the mastoid portion, regions that earlier in ontogeny are irrigated by the stapedial artery [36].

Finally, and despite not being a foramen, it is appropriate to mention in this section the shape and location of the tympanohyal recess, defined by Billet [13] as “the fossa housing the insertion of the hyoid apparatus on the cranium of notoungulates”. It is visible as an almost circular and deep pit between the auditory bulla (anteromedially), the paraoccipital process (posteriorly) and the posttympanic process (posterolaterally) (Fig 6).

Dorsal to the tympanic bone and mostly exposed endocranially, the petrosal bone constitutes the roof of the tympanic cavity. In *R. equinus* (and other notoungulates) this element projects posteriorly so that it can be seen on the occiput between the squamosal and occipital (see below). When viewed dorsomedially (Fig 10A) (i.e., endocranial aspect), one of the most striking features is the well developed process originating from the crista petrosa, anterodorsal to the internal auditory meatus (IAM). Although the crista petrosa is usually enlarged in notoungulates [33], not all of them possess such a projection. The process extends ventromedially forming a ledge (probably associated with a tentorial ossification) similar to that described by Gabbert [29] for *Adinotherium ovinum*. The base of the anteromedial process of the crista petrosa is continuous with the prefacial commissure (ventrally) and the crest that delimitates the anterodorsal margin of the subarcuate fossa (dorsally). The fossa (that houses the paraflocculus of the cerebellum) is wide, shallow but well demarcated. Ventrally, it is



**Fig 9. 3D reconstruction of posterior skull of *R. equinus* (MPEF PV 695).** (A) Occipital view. (B) Posterolateral view with some vascular elements reconstructed. (C) Posterolateral view with some vascular elements reconstructed (semitransparent rendered). Arteries reconstructed in red and veins (and venous sinuses) in blue. Anatomical abbreviations: adm, arteria diploëtica magna; cev, capsuloparietal emissary vein; eam, external auditory meatus; ejv, external jugular vein; es, epitympanic sinus; fm, foramen magnum;

iacf, internal aperture of condylar foramen; ijv, internal jugular vein; mc, meatal crest; mf, mastoid foramen; nc, nuchal crest; oc, occipital; occ, occipital condyle; oepet, occipital exposure of petrosal; oev, occipital emissary vein; ota, orbitotemporal artery; otv, orbitotemporal vein; pocp, paraoccipital process; ptf, posttemporal foramen; sc, sagittal crest; smf, suprameatal foramen; smv, suprameatal vein; sq, squamosal; ss, sigmoid sinus; stya, stylomastoid artery; styf, stylomastoid foramen; ts, temporal sinus; tv, temporal vessels; ty, tympanic; zc, zygomatic crest. Scale bar equals 2 cm.

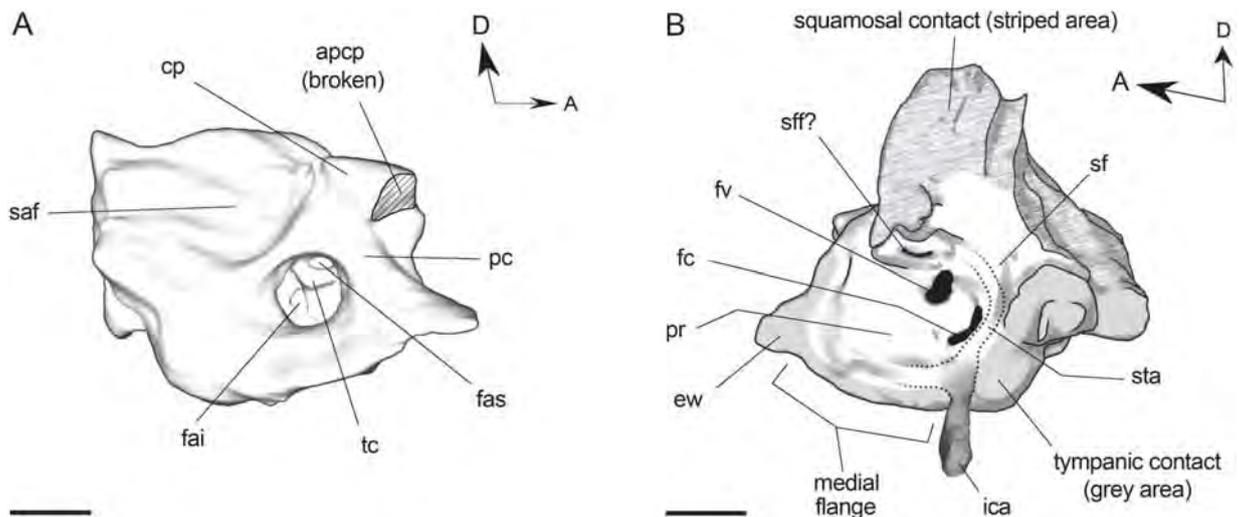
doi:10.1371/journal.pone.0156558.g009

separated from the IAM by a sharp crest that runs posteriorly from the base of the ventromedial process of the crista petrosa.

The slightly posteriorly oriented IAM is almost circular in cross section and communicates the endocranial cavity with the inner and middle ear. The foramen acusticum superius (dorsal) and foramen acusticum inferius (ventral) can be identified. The former conveys the facial nerve (VII) and the latter conveys the vestibulocochlear nerve (VIII). They are separated by the transverse crest, which is distinguishable well deep in the IAM.

The ventrolateral surface (Fig 10B) (i.e., tympanic aspect) constitutes the roof of the tympanic cavity and cannot be observed in situ without removing (mechanically or virtually) the tympanic bone and part of the squamosal. The promontory (the portion of the petrosal that encloses the cochlea) is well inflated (clearly differentiable from surrounding surfaces) and oval in outline. The medial flange along with the epitympanic wing constitutes the contact to the underlying tympanic (bullae). On the posterior portion of the promontory, the fenestra cochleae (for the secondary tympanic membrane) is distinguishable. Laterally, the fenestra vestibuli (associated with the stapes) can be identified, although its shape and size is probably approximated because of the resolution of the slices.

Posteriorly, between the pars cochlearis and pars canicularis, there is a sulcus that surrounds the promontory, probably for the passage of the facial nerve. The sulcus is continuous with the stapedial fossa (at the level of the fenestra vestibuli) and the postpromontorial fossa (posteriorly to the fenestra cochleae). Anteriorly on this trough, there is a foramen that could



**Fig 10. 3D reconstruction of left petrosal of *R. equinus* (MPEF PV 695).** (A) Endocranial view. (B) Tympanic view. ICA partially reconstructed and hypothetical course of proximal stapedial artery depicted. Anatomical abbreviations: apcp, anteromedial process of crista petrosa; cp, crista petrosa; ew, epitympanic wing; fai, foramen acusticum inferius; fas, foramen acusticum superius; fc, fenestra cochleae; fv, fenestra vestibuli; ica, internal carotid artery; pc, prefacial commissure; pr, promontory of petrosal; saf, subarcuate fossa; sf, stapedial fossa; sff, secondary facial foramen; sta, stapedial artery course; tc, transverse crest. Scale bar equals 0.5 cm.

doi:10.1371/journal.pone.0156558.g010

represent the secondary facial foramen (exit of facial nerve). Inside tympanic cavity, the chorda tympani, the stapedia nerve and the greater petrosal nerve branch off the facial nerve [68]. The greater petrosal nerve exits the tympanic cavity via the hiatus fallopii, a foramen that is generally located anteriorly on the petrosal. Unfortunately, the petrosal is somewhat decayed on that region so that the hiatus fallopii cannot be appreciated.

Finally, an interesting feature should be mentioned regarding caudal part of pars canalicularis. When examining axial CT slices at this level, a trabeculated space can be appreciated that contrast with the typically dense constitution of petrosal bone. A similar condition was mentioned by MacPhee [33] for *Cochilius volvens* (AMNH VP 29615), probably associated to the presence of hematopoetic tissue.

**Occiput.** The occiput is almost entirely constituted by elements of the occipital complex (strongly fused basioccipital, exoccipitals and supraoccipital), plus the posterior portion of squamosals (particularly expanded in notoungulates due to the aforementioned epitympanic sinuses), the occipital exposure of the petrosal bone and posterior extent of tympanic. It constitutes the osseous elements surrounding the foramen magnum, the paraoccipital processes, the occipital condyles, the posterior wall of the braincase and the nuchal crest.

The foramen magnum is subquadrangular when viewed posteriorly, and its ventral margin is projected by a deep intercondylar notch when viewed ventrally. Anterior to the foramen magnum, the basioccipital is characterized by a marked median keel that becomes less pronounced until it disappears at the level of the contact with the basisphenoid. The occipital condyles are oval in shape with the major axis dorsolaterally oriented, so that the cranial counterparts of the atlanto-occipital joint are oblique. The conspicuous hypoglossal (or condylar) foramina, exit of hypoglossal (XII) cranial nerve, are rounded in cross section and located at the base of the occipital condyles (Figs 2C and 9B). The paraoccipital processes are located posterolaterally to the bullae and anterolaterally to the occipital condyles. Both are broken and their distal portions are lacking (Fig 2B and 2C).

When viewed posteriorly (Fig 9A), the occipitals are laterally limited by posteriormost extent of tympanics and the occipital exposure of petrosal as a strip of bone between the squamosal and occipital. Although Gabbert [29] argues that there is no occipital exposure of this element in the Toxodontia, Billet [13] coded it positively on most notoungulates in his phylogenetic analysis, including *Puelia* and *Rhynchippus*. This arrangement delimitates in MPEF PV 695 two dorsoventrally elongated foramina in each side of skull at the level of the occipital constriction (Fig 9A and 9B). One of them (mastoid foramen?) is located between the occipital exposure of the petrosal and exoccipital and the other (posttemporal foramen?) between the petrosal and squamosal. We will resume this issue when dealing with some vascular inferences in the discussion section.

Dorsally (Fig 2B), the supraoccipital contacts the posterior margins of parietals (or interparietals) just anterior to the nuchal crest. When viewed dorsally, the nuchal crest is projected backward by two lobes that clearly extend beyond the inion, similar but more accentuated than in *M. fierensis*. Laterally, the nuchal crest becomes less pronounced and is continuous with the dorsal crest of zygomatic arches.

## Discussion

The specimen MPEF PV 695 allowed us to notably improve our knowledge about *R. equinus*. Its extraordinary preservation, preparation and CT imagery gave us the opportunity not only to thoroughly describe previously unexplored characteristics of the basicranium and the auditory region, but also to deal with some relevant aspects regarding cranial circulation based on its osteological correlates.

## Auditory bulla

The auditory bulla of notoungulates has always been a matter of debate, which is natural considering the relevance of the auditory region for the systematic of the order. Patterson [24] proposed a compound bulla based on the presence of a septum that could indicate the contact between ectotympanic and entotympanic bones. Among the Typotheria, he mentioned the presence of a vertical septum in *Hegetotherium*, *Pachyrukhos* and *Pseudotypotherium*, and "vestiges" of a septum in *Interatherium* and *Protypotherium*. Among the Toxodontia, he mentioned the presence of a horizontal septum in *Nesodon*, *Adinotherium*, *Rhynchippus* and *Ancylocoelus*. Although he later reinterpreted his own observations regarding a compound bullae in notoungulates [69], he continued to consider it likely.

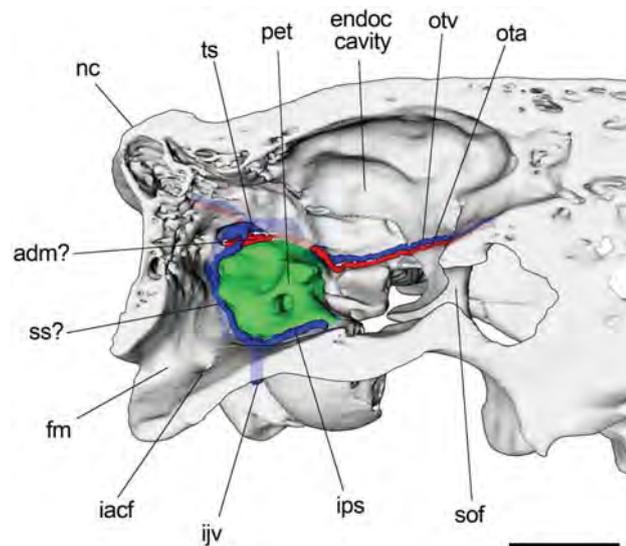
However, as argued by MacPhee [33], the presence of a septum is not enough to evaluate whether or not the auditory bulla is composed of more than one element, especially in those groups with a significant middle ear pneumatization. Among the numerous notoungulates he examined, he only found evidence of a compound bulla in *Cochilius volvens*, based on a partially obliterated suture that could indicate the contact between ento and ectotympanic. Unfortunately, he focused on interatheriids and hegetotheriids (Typotheria), precluding close comparisons to "Notohippidae". The most recent contribution dealing with this issue in Toxodontia is that of Gabbert [29], who failed in identifying any suture on the external bullar wall, leaving this question unresolved.

As mentioned when describing the interior of the auditory bullae, we barely distinguished an incomplete ridge on the medial wall of the left auditory bulla (Fig 7B and 7C). In case of being a septum (and not an artifact of preservation), no evidence of a suture or constriction can be distinguished externally on the bullar wall that could be interpreted as the contact between the ecto and entotympanic. Thus, in agreement with MacPhee [33] for typotherians (except for *Cochilius*) and Gabbert [29] for toxodonts, we could not find enough evidence to corroborate the existence of a compound auditory bulla in *R. equinus*.

Regarding the paratympanic spaces, the epitympanic sinuses do not show any striking feature. On the other hand, the flattened paratympanic cavity on the ventral bullar wall has not been previously reported for a toxodont. The only comparable cavity mentioned for a notoungulate is a medial paratympanic cavity in *Protypotherium* sp. (MLP 12–2780), described by MacPhee [33] as an expanded paratympanic space "that inflated the entire medial bullar wall up to the point where the bulla meets the paraoccipital process. . .". A detailed study of this region in *R. equinus* (and other toxodonts) would be highly recommended in order to determine whether or not it is homologous to the medial paratympanic cavity of *Protypotherium*.

## Comments on inferred vascular circulation

The examination of the endocranial surfaces of braincase allowed us to observe the presence and location of some sulci, probably associated with venous sinuses and other vascular elements (Fig 11). Dorsal to the petrosal (between this bone and the squamosal), an extremely well marked sulcus can be appreciated. It probably accommodates the temporal (or petrosquamosal) sinus. The temporal sinus receives the transverse sinus (not reconstructed) and branches from the temporal region. Anteriorly, the temporal sinus drains through the capsuloparietal emissary vein, which exits the cranium via the postglenoid foramen and drains into the external jugular vein (Fig 9C). The posterior distributary branch of the transverse sinus is the sigmoid sinus [37,70]. Although we failed to find a sulcus or a canal unambiguously associated with the sigmoid sinus, it could be accommodated between the mastoid portion of the petrosal and the occipital. In placentals, the sigmoid sinus is ventrally connected to the internal jugular vein at the level of the jugular foramen [37] (Fig 11).



**Fig 11. Parasagittally sectioned 3D reconstruction of posterior skull of *R. equinus* (MPEF PV 695).** Internal surface of the braincase wall and some reconstructed vascular elements. Arteries reconstructed in red and veins (and venous sinuses) in blue. Anatomical abbreviations: adm?, arteria diploëtica magna?; cp, crista petrosa; fm, foramen magnum; iacf, internal aperture of condylar foramen; ijv, internal jugular vein; ips, inferior petrosal sinus; nc, nuchal crest; ota, orbitotemporal artery; otv, orbitotemporal vein; pet, petrosal; sof, sphenorbital fissure; ss?, sigmoid sinus?; ts, temporal sinus. Scale bar equals 2 cm.

doi:10.1371/journal.pone.0156558.g011

It is worth mentioning in this instance some considerations regarding the aforementioned foramina on the occiput. A paired foramen has been recognized when describing the occiput in a variety of notoungulates, generally referred as the mastoid foramen [21, 32]. However, since Kramarz et al. [71] argued that there was no reason to consider these foramina as the mastoid foramina instead of the posterior opening of the posttemporal canal, a good deal of attention has been paid to this issue [32, 33, 72].

As mentioned when describing the occiput, we recognized in MPEF PV 695 two paired foramina, separated by the occipital exposure of the mastoid portion of the petrosal. This was unexpected because it has not been mentioned before for other notoungulates. We tentatively identified the lateral one (between the petrosal and squamosal) as the posttemporal foramen since it opens intracranially into the sulcus for the temporal sinus. The other foramen (medial to posttemporal foramen, between the occipital and petrosal) could be the true mastoid foramen since it opens intracranially near the less marked sulcus that we associate with the sigmoid sinus (Fig 9C). In mammals, the posttemporal foramina transmit the arteria diploëtica magna and venous vessels (vena diploëtica magna?) linked to venous sinuses of the lateral braincase wall, whereas the mastoid foramen transmits an emissary vein connected intracranially to the sigmoid sinus [36, 37, 54, 73–75].

Similar to sigmoid sinus, no groove for the inferior petrosal sinus (petrobasililar canal) can be appreciated. However, the ventromedial margin of the petrosal does not contact the lateral margin of the basioccipital so that the subjacent tympanic is visible when viewed endocranially. As a result, a trough is defined between medial margin of the petrosal and the lateral margin of the basioccipital that could accommodate the inferior petrosal sinus (Fig 11). As mentioned by Billet and Muizon [32], an intracranial course of this sinus would be expected since it is considered as a synapomorphy of Placentalia [38]. In mammals, the inferior petrosal sinus is

anteriorly communicated to the cavernous sinus (lateral to the hypophysis) and posteriorly confluent with the sigmoid sinus [76].

At the level of the middle ear and regarding ICA course, the aforementioned communication between extracranial and intratympanic spaces at the level of the jugular foramen is interpreted as the posterior carotid canal for the passage of the ICA (Fig 8). Patterson [24] proposed an intratympanic ICA course for the Toxodontia and some Typotheria (Interatheriidae and Mesotheriidae) based on the presence of a posterior carotid foramen which would transmit the ICA into the tympanic cavity. In contrast to Patterson, Gabbert [29] failed in identifying such a foramen in any of the specimens she described and concluded that no strong evidence was available to determine whether or not the ICA course was intratympanic.

Posteriorly, Billet et al. [64] identified a posterior carotid foramen (confluent with posterior lacerate foramen) in the Mesotheriidae *Trachytherus alloxus*, and Billet and Muizon [32] mentioned the presence of a foramen piercing the posterior wall of the bulla in the toxodontians *Pleurostylodon*, *Nesodon* and *Ponanskytherium*, and in the typotherian *Plesiotypotherium achirensis*. In this context, the morphology described here for MPEF PV 695 could represent strong evidence of an intratympanic course of the ICA among the Toxodontia. The fact that ICA passage was only distinguishable on CT slices would explain why Gabbert [29] could not identify it in the taxa examined by her.

Once inside the tympanic cavity, the course of ICA is not evidenced by any groove on the promontory. Billet and Muizon [32] could not distinguish any groove on the promontory of MNHN-F-BRD 23 (an isolated petrosal referred to a basal Notoungulate indet.) and suggested this condition (absence of grooves) as a plesiomorphic trait for the order. Anteriorly on the bulla, we could not find an anterior carotid foramen for the exit of the ICA. However, as proposed by some authors [24, 29, 32], the ICA could abandon the tympanic cavity via the piriform fenestra or the anterior lacerate foramen.

Likewise, it was not possible to distinguish any groove associated with the stapedia artery, originated from the ICA at the level of the tympanic cavity. Billet and Muizon [32] proposed the existence of a stapedia system in MNHN-F-BRD 23 based on the presence of a canal on the tegmen tympani and a sulcus on the anterolateral portion of petrosal. They interpreted this morphology as the pathway of the superior ramus of the stapedia artery before joining the arteria diploëtica magna. Although that interpretation is congruent with MPEF PV 695, the lack of an appropriate resolution to such a detailed observation prevented us to confirm that pattern. In this context, we can only infer the course of the proximal stapedia artery (Fig 10).

## Systematic considerations

As mentioned when characterizing the order, the evolutionary relationship between notoungulates and living mammals is matter of debate [1–5]. The phylogenetic hypothesis provided by O'Leary et al. [3] shows the notoungulate *Thomashuxleya externa* (close related to "Notohippidae") within Afrotheria, whereas the phylogeny obtained by Beck and Lee [4] grouped notoungulates (represented by *Henricosbornia*, *Simpsonotus* and *Thomashuxleya*) and pyrotheres (represented by *Pyrotherium*) within Laurasiatheria. The later is supported by the aforementioned phylogenetic analyses based on molecular data [5, 6], which are consistent not only with the traditional interpretation about the origin of the South American native ungulates [77] but also with the Meso-Cenozoic evolution of the paleogeographic relation between North and South America [78].

In this context, we could not corroborate most of the afrotherian cranial synapomorphies proposed by O'Leary et al. [3]. The only three "afrotherian-like" characters identified in MPEF PV 695 were the dorsal margin of external auditory meatus lower than highest point of ventral

margin of zygomatic process, the contribution of the supraoccipital to the mastoid foramen, and the rounded upper incisors roots (S1 Table). Although we also fail in identifying some of the cranial synapomorphies proposed for Laurasiatheria, several characters were not applicable (or at least questionable) when examining MPEF PV 695 and could not be properly evaluated (S2 Table). Besides, considering that several synapomorphies referred to mandible and postcranium [3], a thoroughly revision of specimens in which these elements are preserved would represent a valuable complement to our observations.

Regarding the systematic of the order, some relevant aspects of both, tympanic and endocranial surfaces of the petrosal bone should be noted. The inflated promontory of *R. equinus* (clearly distinguishable from the surrounding surfaces) was expectable since it is a common trait in notoungulates (Fig 10B). Billet and Muizon [32] have reported the same morphology for MNHN-F-BRD 23 and proposed it as a synapomorphy of the order. Among Toxodontia, a similar morphology has been documented for *Scarrittia canquelensis* [13, 29] and *R. pumilus* (GM, pers. obs.).

The inflated morphology of the promontory contrasts with the relatively flattened medial flange. In *R. equinus*, the medial flange is less expanded than in *S. canquelensis* and *E. latirostris*, but clearly more than in MNHN-F-BRD 23. As expected for a Toxodontia, the oval outline of promontory differs from the "strongly curved bean shaped promontory" described by Billet and Muizon [32] for *Protypotherium*, *Hegetotherium* and *Plesiotypotherium*, which is considered a derived condition of Typotheria. Regarding the periphery of promontory, a well marked trough seems to be the confluence of the facial sulcus, stapedia fossa and postpromontorial fossa. This condition was also mentioned for *Scarrittia* and *Protypotherium* and was proposed as another synapomorphy for the order [32].

When viewed endocranially, (Fig 10A), the shallow subarcuate fossa is similar to that described for *Adinotherium ovinum* [29], consistent with the morphology expected for a toxodont according to Billet and Muizon [32]. As in *A. ovinum*, *Gualta cuyana* and *Leontinia gaudryi*, no petromastoid canal is distinguishable at the bottom of the fossa. Regarding IAM, a deep location of the crista transversa within the meatus is a characteristic also exhibited by *Adinotherium* and *Scarrittia*. This condition clearly differs from the shallow location observed in MNHN-F-BRD 23, *Hegetotherium* and *Notostylops* [32].

On the other hand, the presence of a marked crest separating the subarcuate fossa from the IAM (as observed in MPEF PV 695) seems to be phylogenetically useless since it is present in *Notostylops*, *Hegetotherium*, *Protypotherium* [32], *Colbertia lumbrense* [79] and *L. gaudryi* (GM, pers. obs.), but absent in *Trachytherus* [64] and *G. cuyana* [67]. Although contributions mentioned above have notably increased our knowledge about petrosal bone, we are far from having a general overview of its morphological diversity among notoungulates.

## Conclusions

The extraordinary preservation, preparation and CT imagery of MPEF PV 695 allowed us to describe previously unexplored characteristics of the basicranium and auditory region of *R. equinus*, a typical notohippid from the Deseadan SALMA of Patagonia. Although representing partial information (neither mandible nor postcranial were evaluated), cranial morphology seems to be more consistent with the hypothesis of notoungulates belonging to Laurasiatheria, as suggested by some recent high-level phylogenies [4–6]. Within the order, the tympanic and endocranial surfaces of the petrosal bone of MPEF PV 695 are congruent with the morphology expected for a member of Toxodontia.

Regarding the auditory region, we can roughly recognize three connected spaces that constitute a heavily pneumatized middle ear: (1) the tympanic cavity itself, (2) the posterodorsal

epitympanic sinus and (3) the ventral expansion of the tympanic cavity through the notably inflated bullae (hypotympanic sinus *sensu* Patterson [24]). The presence of a septum partially dividing the tympanic cavity is still tentative, and a compound bulla could not be confirmed. Ventrally on the bullar wall, a hollow space (paratympanic cavity?) is clearly distinguishable (Fig 7). Among notoungulates, MacPhee [33] mentioned the presence of a medial paratympanic cavity in *Protypotherium* sp., but further work is required to propose hypotheses of homology and/or functional comparisons between them.

When examining the endocranial surface of the lateral braincase wall, the sulci for the temporal (superior) sinus and, to a lesser extent, the sigmoid (posterior) sinus are visible on the periphery of the petrosal. Ventrally, the inferior petrosal sinus may be located between the ventromedial margin of the petrosal and the lateral margin of the basisphenoid (Fig 11). Although scarce data are available other than provided here, work in progress in other toxodonts leads us to think that this arrangement might not be exclusive of notohippids.

Concerning arterial circulation, the connection between the jugular foramen and tympanic cavity (Fig 8) is particularly relevant. This communication probably represents the posterior carotid canal and we consider it as strong evidence of an intratympanic course of the ICA among Toxodontia. Inside the tympanic cavity, the path of the ICA (and stapedia artery, if present) cannot be precisely reconstructed because of lack of grooves on the promontory, and only a hypothetical course can be suggested based on Wible [36] and Billet and Muizon [32] (Fig 10).

On the occiput, and strongly related to posterior cranial circulation, two paired foramina separated by the occipital exposure of the petrosal are recognized. Based on a positional criterion, we tentatively identified the lateral one (between petrosal and squamosal) as the posttemporal foramina, whereas the medial one (between petrosal and occipital) is identified as the true mastoid foramina (Fig 9).

Given that notoungulates are largely defined by synapomorphies related to the posterior skull, detailed descriptions of this region (facilitated by non-invasive techniques such as CT scanning) are inherently valuable. Moreover, considering the apparent "conservative arrangement" of certain structures of the basicranium, paleobiological issues (e.g., soft-tissue inference) based on well preserved specimens as MPEF PV 695 not only provide reliable data on the species but also represent potentially informative data for further research in other representatives of the order.

## Supporting Information

**S1 Fig. Scheme of cranial and dental measurements.** Cranial and dental measurements were taken and adapted from RH Madden unpublished PhD dissertation "Miocene Toxodontidae (Notoungulate, Mammalia) from Colombia, Ecuador and Chile" (Duke University). See Tables 2 and 3 for references.

(TIF)

**S1 Table. Afrotherian cranial synapomorphies and condition observed in MPEF PV 695.** Afrotherian cranial synapomorphies listed by O'Leary et al. [3] and condition observed in *R. equinus* based exclusively on specimen MPEF PV 695. Numbers in parenthesis indicate character number in the original analysis.

(PDF)

**S2 Table. Laurasiatherian cranial synapomorphies and condition observed in MPEF PV 695.** Laurasiatherian cranial synapomorphies listed by O'Leary et al. [3] and condition observed in *R. equinus* based exclusively on specimen MPEF PV 695. Numbers in parenthesis

indicate character number in the original analysis.  
(PDF)

## Acknowledgments

The authors thoughtfully thank E. Ruigomez (Vertebrate Paleontology Collection Manager, MPEF), WF. Simpson (Fossil Mammal Collection Manager, FMNH), K. Angielczyk (Fossil Mammal Collection Associate Curator, FMNH), AG. Kramarz (Vertebrate Paleontology Collection Manager, MACN) and SM. Alvarez, (Vertebrate Paleontology Collection Curator, MACN) for giving us access to the respective collections. We also thank B. Shockey (AMNH) for the interesting talks and access to specimen FMNH P13410 under his care. We express our gratitude to R. Taylor (CENPAT) for his invaluable assistance during field work, A. Venter and family (Estancia El Molino owners) for their hospitality, L. Reiner (MPEF) for the preparation of the specimen and CT technologist A. Panes (IDECH) for guidance and help during the scanning process. Finally we thank the editor Xijun Ni, Thomas E. Macrini and an anonymous reviewer, whose comments greatly improved the manuscript.

## Author Contributions

Conceived and designed the experiments: GM MTD. Performed the experiments: GM MTD. Analyzed the data: GM MTD JNG HM. Contributed reagents/materials/analysis tools: GM MTD. Wrote the paper: GM JG MTD. Reviewed drafts of the manuscript: GM MTD JNG HM. Prepared figures: GM.

## References

1. Agnolin FL and Chimento NR. Afrotherian affinities for endemic South American "ungulates". *Mamm Biol.* 2011; 76: 101–108.
2. Billet G and Martin T. No evidence for an afrotherian-like delayed dental eruption in South American notoungulates. *Naturwissenschaften.* 2011; 98: 509–517. doi: [10.1007/s00114-011-0795-y](https://doi.org/10.1007/s00114-011-0795-y) PMID: [21494870](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21494870/)
3. O'Leary MA, Bloch JI, Flynn JJ, Gaudin TJ, Giallombardo A, Giannini NP et al. The Placental Mammal Ancestor and the Post-K-Pg Radiation of Placentals. *Science.* 2013; 339: 662–667. doi: [10.1126/science.1229237](https://doi.org/10.1126/science.1229237) PMID: [23393258](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23393258/)
4. Beck RMD and Lee MSY. Ancient dates or accelerated rates? Morphological clocks and the antiquity of placental mammals. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 2014; 281: 1793.
5. Welker F, Collins MJ, Thomas JA, Wadsley M, Brace S, Cappellini E, et al. Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates. *Nature.* 2015. doi: [10.1038/nature14249](https://doi.org/10.1038/nature14249)
6. Buckley M. Ancient collagen reveals evolutionary history of the endemic South American 'ungulates'. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 2015; 282, 1806.
7. Patterson B, Pascual R. The fossil mammal fauna of South America. In: Keast A, Erk FC, Glass B, editors. *Evolution Mammals, and Southern Continents.* Albany: State University of New York Press; 1972. pp. 247–309.
8. Reig O. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, Monografie Naturae. 1981; 1: 1–162.
9. Cifelli R. South American ungulate evolution and extinction. In: Stehli F, Wedd S, editors. *The Great American Biotic Interchange.* New York: Plenum Press; 1985. pp. 249–266.
10. Bond M. Los ungulados fósiles de Argentina: evolución y paleoambientes. *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza.* 1986; 2: 173–185.
11. Cifelli R. The phylogeny of the native South American ungulates. In: Szalay FS, Novacek MJ, McKenna MC, editors. *Mammal Phylogeny, Volume 2: Placentals.* New York: Springer Verlag; 1993. pp. 195–216.
12. Billet G. New Observations on the Skull of *Pyrotherium* (Phyrotheria, Mammalia) and New Phylogenetic Hypotheses on South American Ungulates. *J Mammal Evol.* 2010; 17:21–59.

13. Billet G. Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) based on cranial and dental characters. *J Syst Paleontol.* 2011; 4: 481–497.
14. Simpson GG. Provisional classification of extinct south American hoofed mammals. *Am Mus Novit.* 1934; 750: 1–21.
15. Cifelli RL, Schaff CR, McKenna MC. The Relationships of the Arctostylopidae (Mammalia): New Data and Interpretation. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 1989; 152: 1–44.
16. Kondrashov PE, Lucas SG. *Palaeostylops iturus* from the Upper Paleocene of Mongolia and the status of Arctostylopida (Mammalia, Eutheria). *Paleogene Mammals. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 2004; 26, 195–203.
17. Kondrashov PE, Lucas SG. South American Mammals in the paleocene of Asia or Asian paleocene Mammals in South America?. *Resúmenes II Congreso Latino-Americano de Paleontología de Vertebrados Río de Janeiro, Brasil.* 2005; 144–145.
18. Bond M, López G. El primer Notohippidae (Mammalia, Notoungulata) de la Formación Lumbreira (Grupo Salta) del noroeste argentino: consideraciones sobre la sistemática de la familia. *Ameghiniana.* 1993; 30: 59–68.
19. López GM, Ribeiro AM, Bond M. The Notohippidae (Mammalia, Notoungulata) from Gran Barranca: preliminary considerations. In: Madden RH, Carlini AA, Vucetich MG, Kay RF, editors. *The Paleontology of Gran Barranca.* New York: Cambridge University Press; 2010. pp. 143–151.
20. Shockey BJ. Two new notoungulates (Family Notohippidae) from the Salla Beds of Bolivia (Deseadan: late Oligocene): systematic and functional morphology. *J Vertebr Paleontol.* 1997; 17: 584–599.
21. Roth S. Los ungulados sudamericanos. *Anales del Museo de La Plata, Sección Paleontología.* 1903; 5: 1–36.
22. Patterson B. The auditory region of the Toxodontia. *Geological Series of Field Museum of Natural History.* 1932; 6: 1–27.
23. Patterson B. The auditory region of an upper Pliocene typotherid. *Geological Series of Field Museum of Natural History.* 1934; 6: 83–89.
24. Patterson B. The internal structure of the ear in some notoungulates. *Geological Series of Field Museum of Natural History.* 1936; 7: 199–227.
25. Simpson GG. Skulls and brains of some mammals from the *Notostylops* Beds of Patagonia. *Am Mus Novit.* 1932; 578: 1–11.
26. Simpson GG. *Cochillus volvens* from the *Colpodon* Beds of Patagonia. *Am Mus Novit.* 1932; 577: 1–13.
27. Simpson GG. Structure of a primitive notoungulate cranium. *Am Mus Novit.* 1936; 824: 1–31.
28. Simpson GG. The beginning of the age of mammals in South America, Part 2. *Bull Am Mus Nat Hist.* 1967; 137: 1–260.
29. Gabbert SL. The basicranial and posterior cranial anatomy of the families of Toxodontia. *Bull Am Mus Nat Hist.* 2004; 285: 177–190.
30. Macrini TE, Flynn JJ, Croft DA, Wyss AR. Inner ear of a notoungulate placental mammal: anatomical description and examination of potentially phylogenetically informative characters. *J Anat.* 2010; 233: 442–461.
31. Billet G, Patterson B, de Muizon C. Craniodental anatomy of the late Oligocene archaeohyracids (Notoungulata, Mammalia) from Bolivia and Argentina and new phylogenetic hypotheses. *Zool J Linn Soc.* 2009; 155: 458–509.
32. Billet G, de Muizon C. External and internal anatomy of a petrosal from the late Paleocene of Itaboraí, Brazil, referred to Notoungulata (Placentalia). *J Vertebr Paleontol.* 2013; 33: 455–469.
33. MacPhee RDE. The Serralis Bone, Interparietals, "X" Elements, Entotympanics, and the Composition of the Notoungulate Caudal Cranium. *Bull Am Mus Nat Hist.* 2014; 384: 1–69.
34. MacPhee RDE. Auditory regions of primates and eutherian insectivores: morphology, ontogeny, and character analysis. *Contrib Primatol.* 1981; 18: 1–282.
35. Moore WJ. *The mammalian skull.* Cambridge: Cambridge University Press; 1981.
36. Wible JR. The eutherian stapedial artery: character analysis and implications for superordinal relationships. *Zool J Linn Soc.* 1987; 91: 107–135.
37. Wible JR. Late Cretaceous marsupial petrosal bones from North America and the cladistic analysis of the petrosal in therian mammals. *J Vertebr Paleontol.* 1990; 10: 183–205.
38. Wible JR. The Ear Region of the Pen-tailed Treeshrew, *Ptilocercus lowii* Gray, 1848 (Placentalia, Scandentia, Ptilocercidae). *J Mammal Evol.* 2009; 16: 199–233.

39. Wible JR, Rougier GW, Novacek MJ, McKenna MC, Dashzeveg D. A Mammalian Petrosal from the Early Cretaceous of Mongolia: Implications for the Evolution of the Ear Region and Mammalian Interrelationships. *Am Mus Novit.* 1995; 3149: 1–19.
40. Rougier GW, Wible JR, Hopson JA. Reconstruction of the cranial vessels in the Early Cretaceous mammal *Vincelestes neuquenianus*: implications for the evolution of the mammalian cranial vascular system. *J Vertebr Paleontol.* 1992; 12: 188–216.
41. Rougier GW, Wible JR. Major changes in the ear region and basicranium of early mammals. In: Carrano MT, Gaudin TJ, Blob RW, Wible JR, editors. *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles.* Chicago: University of Chicago Press; 2006. pp. 269–311.
42. Ameghino F. Les mamíferes crétacés de l'Argentine. *Boletín Instituto Geográfico Argentino.* 1897; 18: 405–521.
43. Loomis FB. The Deseado Formation of Patagonia. Concord: The Rumford press; 1914.
44. Feruglio E. Descripción Geológica de la Patagonia: Tomo 2. Buenos Aires: Dirección General de Yacimientos Petrolíferos Fiscales; 1949.
45. Bown TM, Fleagle JG, Reed KE, Dozo MT. The Eocene-Miocene geology of Cabeza Blanca, a vertebrate fossil locality in Southeast Chubut province, Argentina. *J Vertebr Paleontol.* 1993; 13: 27A.
46. Sciutto JC, Césari O, Escribano V, Pezzuchi H. Hoja Geológica 4566 II Comodoro Rivadavia, Provincia del Chubut. *Boletín del Instituto de Geología y Recursos Minerales, SEGEMAR.* 2000; 244: 1–53.
47. Reguero MA, Dozo MT, Cerdeño E. A poorly known rodentlike mammal (Pachyrukhinae, Hegetotheriidae, Notoungulata) from the Deseadan (Late Oligocene) of Argentina. *Paleoecology, Biogeography and radiation of the rodentlike ungulates in South America.* *J Paleontol.* 2007; 81: 1301–1307.
48. Dozo MT, Vera B. First skull and associated postcranial bones of Macrauchenidae (Mammalia, Litopterna) from the Deseadan SALMA (late Oligocene) of Cabeza Blanca (Chubut, Argentina). *J Vertebr Paleontol.* 2010; 30: 1818–1826.
49. Lema H, Busteros A, Franchi M. Hoja Geológica 4466 II y IV Camarones, Provincia del Chubut. *Boletín del Instituto de Geología y Recursos Minerales, SEGEMAR.* 2001; 261: 1–60.
50. Reguero MA, Escribano V. *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, 1889 (Notoungulata, Mesotheriidae) de la edad Deseadense (Oligoceno superior-Mioceno inferior) de Argentina y Bolivia. *Naturalia Patagónica, Ciencias de la Tierra.* 1996; 4: 43–71.
51. Ré G, Bellosi ES, Heizler M, Vilas JF, Madden RH, Carlini AA, et al. A geochronology for the Sarmiento Formation at Gran Barranca. In: Madden RH, Carlini AA, Vucetich MG, Kay RF, editors. *The Paleontology of Gran Barranca.* New York: Cambridge University Press; 2010. pp. 46–58.
52. Wible JR, Novacek MJ, Rougier GW. New data on the skull and dentition in the Mongolian Late Cretaceous eutherian mammal *Zalambdalestes*. *Bull Am Mus Nat Hist.* 2004; 281: 1–144.
53. Novacek MJ. The skull of leptictid insectivores and the higher-level classification of eutherian mammals. *Bull Am Mus Nat Hist.* 1986; 183: 1–112.
54. Wible JR, Gaudin TJ. On the cranial osteology of the yellow armadillo *Euphractus sexcinctus* (Dasypodidae, Xenarthra, Placentalia). *Ann Carnegie Mus.* 2004; 73: 117–196.
55. Linnaeus C. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis.* 10th edition, revised. Stockholm: Laurentii Salvii; 1758.
56. Waddell PJ, Okada N, Hasegawa M. Towards resolving the interordinal relationships of placental mammals. *Syst Biol.* 1999; 48: 1–5. PMID: [12078634](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12078634/)
57. Owen R. Description of some species of the extinct genus *Nesodon*, with remarks on the primary group (Toxodontia) of the hoofed quadrupeds to which that genus is referable. *Philos Trans R Soc Lond.* 1853; 143: 291–309.
58. Ameghino F. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. *Boletín Instituto Geográfico Argentino.* 1895; 15: 603–660.
59. Soria MF, Alvarenga H. Nuevos restos de mamíferos de la Cuenca de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil. *An Acad Bras Cienc.* 1989; 61: 157–175.
60. Ameghino F. Notices préliminaires des ongulés nouveaux des terrains Crétacés de Patagonie. *Bol Acad Nac Cienc.* 1901; 16: 349–426.
61. Cerdeño E, Vera B. *Mendozahippus fierensis*, gen. et sp. nov., new Notohippidae (Notoungulata) from the late Oligocene of Mendoza (Argentina). *J Vertebr Paleontol.* 2010; 30: 1805–1817.
62. Muchlinski MN. The relationship Between the Infraorbital Foramen, Infraorbital Nerve, and Maxillary Mechanoreception: Implications for Interpreting the Paleoecology of Fossil Mammals Based on Infraorbital Foramen Size. *Anat Rec.* 2008; 291: 1221–1226.

63. Dozo MT, Martínez G. First Cranial Endocasts of late Oligocene Notohippidae (Notoungulata): Implications for Endemic South American Ungulates Brain Evolution. *J Mammal Evol.* 2015. doi: [10.1007/s10914-015-9298-5](https://doi.org/10.1007/s10914-015-9298-5)
64. Billet G, de Muizon C, Mamani Quispe B. Late Oligocene mesotheriids (Mammalia, Notoungulata) from Salla and Lacayani (Bolivia): implications for basal mesotheriid phylogeny and distribution. *Zool J Linn Soc.* 2008; 152: 153–200.
65. Klaauw CJ. The auditory bulla in some fossil mammals, with a general introduction to this region of the skull. *Bull Am Mus Nat Hist.* 1931; 62: 1–352.
66. Mead JG, Fordyce RE. The therian skull: a lexicon with emphasis on the odontocetes. *Smithson Contrib to Zool.* 2009; 627: 1–249.
67. Cerdeño E, Vera B. A new Leontiniidae (Notoungulata) from the Late Oligocene beds of Mendoza Province, Argentina. *J Syst Paleontol.* 2014. doi: [10.1080/14772019.2014.982727](https://doi.org/10.1080/14772019.2014.982727)
68. O'Leary MA. An anatomical and phylogenetic study of the osteology of the petrosal of extinct artiodactylans (Mammalia) and relatives. *Bull Am Mus Nat Hist.* 2010; 335: 1–206.
69. Patterson B. A primitive pyrothere (Mammalia, Notoungulata) from the early Tertiary of northwestern Venezuela. *Fieldiana: Geology.* 1977; 33: 397–422.
70. Wible JR. Cranial Circulation and Relationships of the Colugo *Cynocephalus* (Dermoptera, Mammalia). *Am Mus Novit.* 1993; 3072: 1–27.
71. Kramarz AG, Bond M, Forasiepi AM. New remains of *Astraponotus* (Mammalia, Astrapotheria) and considerations on the astrapothere cranial evolution. *Paläont Z.* 2011; 85: 185–200.
72. Forasiepi AM, Cerdeño E, Bond M, Schmidt GI, Naipauer M, Straehl FR, et al. New toxodontid (Notoungulata) from Early Miocene of Mendoza, Argentina. *Paläont Z.* 2014. doi: [10.1007/s12542-014-0233-5](https://doi.org/10.1007/s12542-014-0233-5)
73. Wible JR. On the cranial osteology of the hispaniolan solenodon, *Solenodos paradoxus* Brandt, 1833 (Mammalia, Lipotyphla, Solenodontidae). *Ann Carnegie Mus.* 2008; 77: 321–402.
74. Wible JR. Petrosal Anatomy of the Nine-Banded Armadillo, *Dasybus novemcinctus* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *Ann Carnegie Mus.* 2010; 79: 1–28.
75. Gaudin TJ. On the osteology of the auditory region and orbital wall in the extinct West Indian sloth genus *Neocnus* Arredonde, 1961 (Placentalia, Xenarthra, Megalonychidae). *Ann Carnegie Mus.* 2011; 80(1): 5–28.
76. Wible JR, Rougier GW. Cranial anatomy of *Kryptobaatar dashzevegi* (Mammalia, Multituberculata), and its bearing on the evolution of mammalian characters. *Bull Am Mus Nat Hist.* 2000; 247: 1–124.
77. Simpson GG. The beginning of the age of mammals in South America, Part 1. *Bull Am Mus Nat Hist.* 1948; 91: 1–232.
78. Iturralde-Vinent MA. Meso-Cenozoic Caribbean paleogeography: implications for the historical biogeography of the region. *International Geology Review* 2006; 48.9: 791–827.
79. García-López DA. Basicranial osteology of *Colbertia lumbrense* Bond, 1981 (Mammalia, Notoungulata). *Ameghiniana.* 2011; 48: 3–12.